

SÉRIE A, N° 1227

N° D'ORDRE :

2095

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. LING YONG

LICENCIÉ ÈS SCIENCES

INGÉNIEUR DE L'INSTITUT AGRICOLE DE NANCY

ÉLÈVE DE L'INSTITUT FRANCO-CHINOIS DE LYON A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE CLERMONT

1^{re} THÈSE. — ETUDE DES PHÉNOMÈNES DE LA SEXUALITÉ CHEZ LES MUCORINÉES, SUIVIE D'UN APPENDICE SUR LES MUCORINÉES D'Auvergne ET SPÉCIALEMENT LES MUCORINÉES DU SOL.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 27 décembre 1929 devant la Commission d'examen.

Président : M. DANGEARD

Examineurs { MM. DEREIMS
PICARD

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4 RUE DANTE 4

1929

SÉRIE A, N° 1227

N° D'ORDRE :

2095

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. LING YONG

LICENCIÉ ÈS SCIENCES

INGÉNIEUR DE L'INSTITUT AGRICOLE DE NANCY

ÉLÈVE DE L'INSTITUT FRANCO-CHINOIS DE LYON A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE CLERMONT

1^{re} THÈSE. — ETUDE DES PHÉNOMÈNES DE LA SEXUALITÉ CHEZ LES MUCORINÉES, SUIVIE D'UN APPENDICE SUR LES MUCORINÉES D'Auvergne ET SPÉCIALEMENT LES MUCORINÉES DU SOL.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

guy samir 1929
Soutenues le 7 Décembre 1929 devant la Commission d'examen.

Président : M. DANGEARD

Examineurs { MM. DEREIMS
PICARD

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4 RUE DANTE 4

1929

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

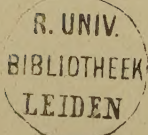
MM.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyens honoraires.. P. APPELL, M. MOLLIARD.

Profess. honoraires. } A. JOANNIS. A. LEDUC.
H. LE CHATELIER. R. DONGIER.
H. LEBESGUE. E. HEROUARD.
A. FERNBACH.

Professeurs ÉMILE PICARD..... Analyse supér. et algèbre supérieure.
G. KOENIGS..... Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT..... Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET..... Electrotechnique générale.
F. WALLERANT... Minéralogie.
P. PAINLEVÉ..... Mécanique anal. et mécanique céleste.
GABRIEL BERTRAND Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE..... Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY..... Zoologie (Evolution des êtres organisés)
G. URBAIN..... Chimie générale.
ÉMILE BOREL..... Calcul des probabilités et phys. mathém.
L. MARCHIS..... Aviation.
JEAN PERRIN..... Chimie physique.
RÉMY PERRIER..... Zoologie (Enseignement P. C. N.).
H. ABRAHAM..... Physique.
M. MOLLIARD..... Physiologie végétale.
E. CARTAN..... Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE..... Physiologie générale.
E. VESSIOT..... Théorie des fonct. et th. des transf.
A. COTTON..... Physique générale.
J. DRACH..... Application de l'analyse à la géométrie
CHARLES FABRY... Physique.
CHARLES PÉREZ... Zoologie.
LÉON BERTRAND... Géolog. structurale et géolog. appliquée
R. LESPIEAU..... Théories chimiques.
E. RABAUD..... Biologie expérimentale.
P. PORTIER..... Physiologie comparée.
E. BLAISE..... Chimie organique.
P.-A. DANGEARD.. Botanique.
P. MONTEL..... Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT... Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSQ..... Biologie maritime.
G. JULIA..... Mathématiques générales.
A. MAILHE..... Etude des combustibles.
L. LUTAUD..... Géogr. physique et géol. dynamique.
EUGÈNE BLOCH... Physique théorique et phys. céleste.
HENRI VILLAT... Mécanique des fluides et applications.
CH. JACOB..... Géologie.
P. PASCAL..... Chimie minérale
LÉON BRILLOUIN.. Théories physiques.
V. AUGER..... Chimie appliquée.
N..... Astronomie.



E. PÉCHARD.... Chimie (Ens. P. C. N.).	L. JOLEAUD..... Paléontologie.
M. GUICHARD... Chimie minérale.	M. JAVILLIER.... Chimie biologique.
A. GUILLET.... Physique.	A. DUFOUR..... Physique (P. C. N.).
G. MAUGUIN... Minéralogie.	F. PICARD..... Zoologie (Evolution des êtres organisés).
L. BLARINGHEM Botanique	
A. MICHEL-LÉVY Pétrographie.	ROBERT-LÉVY... Zoologie.
A. DEREIMS.... Géologie.	L. DUNOYER.... Optique appliquée.
A. DENJOY.... Calcul diff. et int.	A. GUILLIERMOND Botanique (P. C. N.).
H. BENARD.... Physique (P. C. N.).	A. DEBIERNE.... Radioactivité.
E. DARMOIS.... Physique.	M. FRECHET.... Calcul des probabilités et phys. mathém.
G. BRUHAT.... Physique.	
H. MOUFON.... Chimie physique.	

Secrétaire..... A. PACAUD

A

M. LE DOYEN F. MOREAU

Professeur à la Faculté des Sciences de Clermont.

Respectueux hommage de ma profonde reconnaissance.

ÉTUDE
DES PHÉNOMÈNES DE LA SEXUALITÉ
CHEZ LES MUCORINÉES

SUIVIE D'UN APPENDICE SUR LES MUCORINÉES D'AUVERGNE
ET SPÉCIALEMENT LES MUCORINÉES DU SOL

INTRODUCTION

Sous le titre : Etude des phénomènes de la sexualité chez les Mucorinées, nous croyons exprimer nettement le but que nous poursuivons ; nous ne prétendons pas aborder cette question dans toute son étendue qui, même restreinte aux limites que nous nous sommes assignées, est vaste ; nous nous proposons d'exposer seulement quelques résultats de nos observations qui permettent de compléter et de vérifier les conclusions de nos devanciers ou de révéler certains points encore obscurs ou peu connus concernant ces phénomènes biologiques.

Nous sommes au lendemain d'une période où l'étude de la sexualité chez les Mucorinées s'est montrée d'une fécondité sans précédent. La question est entièrement renouvelée depuis la célèbre découverte de M. le professeur BLAKESLEE sur le dimorphisme sexuel, notion qui a servi, il y a à peine un quart de siècle, de point de départ à de nombreuses recherches expérimentales. L'école de Genève, avec MM. les professeurs CHODAT et LENDNER, étudie, d'autre part, la question non moins intéressante des caractères sexuels secondaires, tandis que le phénomène cytologique, indice intime de la sexualité, est, en même temps, mis à jour, en France par MM. les professeurs DANGEARD et MOREAU ; et, de plus, avec M. le professeur VUILLEMIN, qui présente devant nos regards éblouis une synthèse harmonieuse des faits extrêmement variés, nos connaissances sur la sexualité de ces champignons sont, aujourd'hui, relativement très complètes.

On aurait pu croire que toutes les lacunes qui existaient jusqu'alors étaient comblées. Les recherches exposées plus loin, nous font voir qu'il n'est nullement superflu de tenter, de nouveau, des investigations dans le même domaine.

La ségrégation des sexes, chez les espèces dioïques, a été maintes fois précisée, mais nous ne possédons qu'une notion vague en ce qui concerne les espèces monoïques. La manifestation sexuelle débute, d'autre part, par une réaction de contact ; sa relation avec cette dernière, reste encore à préciser.

Le mode particulier des conjugaisons chez les Mucorinées a pour conséquence, une série des phénomènes intéressants ; elle n'est pas, de plus, nécessairement opposée à la reproduction parthénogénétique. Nous cherchons à donner, ainsi, un point de vue nouveau sur ces questions.

Les réactions sexuelles se compliquent à la suite de l'intervention des espèces et des races différentes. Nos conclusions généralisent et complètent les conceptions acquises ; et nous portons ensuite notre attention sur quelques cas de la régression de la fonction sexuelle.

L'étude des différences des sexes entre, depuis ces dernières années surtout, dans une nouvelle phase. Nous indiquons quelques points qui nous ont mis en désaccord avec les biologistes contemporains.

Aussi, tout en tenant compte de la précision des observations antérieures, notre étude sur les facteurs externes envisagent principalement les influences défavorables à la reproduction sexuelle, en précisant surtout le comportement de cette dernière par rapport à la reproduction asexuelle.

Ces différents points constituent la première partie de notre travail.

Dans l'étude histologique des produits sexuels où on voit dominer l'idée féconde de l'école dangeardienne, nous cherchons à mettre en relief certains stades de caryogamies multiples et nous fournissons ensuite une étude assez détaillée des azygospores dans lesquelles les connaissances caryologiques sont particulièrement pauvres.

Nous essayons, de plus, dans un exposé rapide, de coordonner les données anciennes et nouvellement acquises sur la constitution du cytoplasme et de la membrane des zygosporos pour compléter l'histoire de la reproduction sexuelle.

Ces différents points font l'objet de la deuxième partie de notre travail.

Enfin, dans un chapitre indépendant, nous donnerons très sommairement un aperçu sur les Mucorinées d'Auvergne, qui nous ont procuré du matériel assez abondant pour cette étude.

Ces quelques recherches, exécutées au Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Clermont, ont été inspirées par M. le professeur MOREAU qui n'a cessé de nous prodiguer des conseils et des encouragements. En lui dédiant le présent travail, nous sentons quel est le faible hommage de notre reconnaissance à sa bienveillance éclairée. Nous lui exprimons également, ici, notre profonde gratitude pour la meilleure éducation scientifique que nous lui devons et pour l'intérêt qu'il nous a témoigné pendant notre séjour en France.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE BIOLOGIQUE DES PHÉNOMÈNES DE LA SEXUALITÉ CHEZ LES MUCORINÉES

CHAPITRE PREMIER

HOMOTHALLISME ET HÉTÉROTHALLISME

Pendant presque un siècle, la reproduction sexuelle chez les Mucorinées, cependant la plus anciennement connue parmi les Siphomycètes, fut entourée de mystère.

Irrégulière, capricieuse, l'apparition des zygosporos a été considérée par les savants comme un fait résultant d'influences multiples, d'agents extérieurs encore mal déterminés. Malgré de nombreux efforts pour contraindre les espèces à se reproduire sexuellement, on n'a réussi longtemps que grâce à un heureux hasard. Ce n'est que depuis la célèbre découverte de l'homothallisme et de l'hétérothallisme que BLAKESLEE (1904) a jeté un jour nouveau sur cette question confuse.

Chez plusieurs espèces des genres *Mucor*, *Rhizopus*, *Phycomyces*, etc., les zygosporos sont constamment formées par la participation des deux thalles, désignés arbitrairement par les signes (+) et (—), le premier représentant le sexe femelle, le dernier le sexe mâle ; on les dit hétérothalliques. Chez les autres, dites homothalliques, telles que le *Sporodinia grandis*, *Spinellus fusiger*, etc., un seul thalle suffit pour produire les zygosporos.

Ces principes ont guidé fructueusement les nouvelles découvertes et celles-ci se compliquent, du moins en apparence, à mesure que la science progresse. Il suffit de citer l'hémihomothallisme ou l'hémihétérothallisme, de NAMYSŁOWSKI (1920), ou le pseudohétérothallisme, de BURGER (1919), mots créés pour désigner certains cas exceptionnels ou encore discutables, pour avoir une idée de la nature extrêmement variée de ce phénomène biologique.

Notre intention est de traiter ici certains phénomènes en rapport avec cette question de diécie et de monécie. Mais, avant d'entrer dans le détail, il convient que nous examinions quelques-unes des principales espèces que nous étudions dans le présent travail.

I. — LES ESPÈCES ÉTUDIÉES

Il est facile de reconnaître en culture une espèce homothallique d'une espèce hétérothallique : uniformément distribuées sur la surface du substratum ou sur le mycélium aérien chez la première, les zygospores se forment généralement, chez la dernière, en plages ou en groupes, lorsque les filaments des deux sexes se trouvent mélangés. Les thalles des sexes opposés sont, par conséquent, assez faciles à séparer. Mais, dans la plupart des cas, les zygospores d'espèces hétérothalliques nous ont été fournies par de nombreux essais, souvent infructueux, du rapprochement de filaments unisexués, rencontrés séparément.

1. Espèces homothalliques.

Sporodinia grandis Link. — Rencontré plusieurs fois sur les diverses espèces d'*Amanita*, de *Tricholoma* et sur le *Collybia fusipes*.

Spinellus fusiger (Link) Van Tieghem. — Rencontré sur l'*Hypholoma fasciculare* et sur le *Collybia butyracea* où il vit en parasite.

Mucor genevensis Lendner. — Rencontré dans la Hêtraie du

Bois de la Reine (altitude 1.000 m.), à Besse (Puy-de-Dôme), notre espèce correspond à peu près au *Mucor genevensis* Lendner; cependant elle diffère de l'échantillon désigné sous le même nom du « Centraalbureau voor Schimmelcultures » (Amsterdam) (1). Elle n'est pas non plus le *M. parvispora* Kanouse (1924), récemment décrit, dont les caractères se rapprochent de ceux du *M. genevensis*. Toutefois, nous ne croyons pas possible de faire de notre champignon une espèce différente du *M. genevensis* et, tout en le rapportant à cette dernière espèce, nous sommes obligés d'en faire une courte description.

Sporangiophores dressés, non rigides, peu ramifiés, 5-10 μ de large, formant un gazon lâche de 1 à 1,5 cm. de haut. Sporangies d'abord jaunâtres, puis gris-verdâtres, globuleux, légèrement aplatis à la base, diffluents, en laissant une large collerette, de 30-80 μ de diamètre. Columelles libres, lisses, incolores, sphériques ou ovales, de 17-40 μ ou 35-50 $\times$ 30-40 μ . Spores incolores, pointues aux deux extrémités, souvent plan-convexes, de 2-5 $\times$ 6-11 μ . Chlamydospores très nombreuses, incolores ou jaunâtres, exceptionnellement échinulées. Zygosporos provenant des deux filaments portés par le même mycélium rampant ou les mycéliums voisins, de 90 $\times$ 100 μ (dimensions extrêmes : 50-140 μ), à épispore d'abord brune ou rougeâtre, puis noire avec les épines à base étoilée.

Il résulte de là que la présente espèce ressemble surtout au *Mucor erectus* Bainier (2) et au *M. genevensis*. Les caractères de zygosporos la font rapprocher surtout de ce dernier; les différences entre eux sont insignifiantes (couleur de sporanges et dimensions de différents organes). Les champignons inférieurs sont souvent très polymorphes. Le *M. genevensis* ne fait pas exception à cette règle.

Zygorhynchus Moelleri Vuillemin. — Isolée pour la première fois par MOELLER parmi les mycorrhizes du Sapin, cette

(1) Cet échantillon n'est probablement pas le vrai *M. genevensis* et se distingue de ce dernier par plusieurs caractères, notamment par la couleur bleuâtre de sa columelle. Il ne nous a pas fourni de zygosporos.

(2) Surtout à la description qu'en donnent BAINIER et FISCHER — L'échantillon de la station centrale d'Amsterdam qui nous fut envoyé ne correspond pas exactement à la description du *Mucor erectus*.

espèce, extrêmement répandue dans le sol, est assez polymorphe. Les ornements des zygosporos sont très variables de même que les dimensions des sporanges. VUILLEMIN décrit les sporanges de $48-50\ \mu$; LENDNER leur attribue $60\ \mu$. Cultivée sur le moût gélatinisé ou sur le pain, elle nous a fourni des sporanges atteignant jusqu'à $80-100\ \mu$. D'autre part, VUILLEMIN attribue aux spores $3-4 \times 4-5\ \mu$, NAMYSLOWSKI, $3 \times 6\ \mu$. Examinant attentivement les différentes souches que nous avons obtenues, nous sommes arrivé à distinguer deux formes dont les caractères spéciaux sont constants.

Forme A. — Gazon gris soyeux, haut de 5 millimètres, quelquefois jusqu'à 1 centimètre, cette forme possède tous les caractères du type décrit et est pourvue en particulier de sporanges non diffluent. Mais les spores sont ovales, allongées ou cylindriques, de grandeur moyenne $2,5 \times 6\ \mu$ (les extrêmes $2-3 \times 4-8\ \mu$). Nous l'appelons la forme à spores allongées.

Forme B. — Gazon gris fauve, toujours moins élevé et plus serré que celui de la forme précédente. Sporanges diffluent vers la maturité, atteignant $70-80\ \mu$, les plus petits jusqu'à $16-18\ \mu$ avec, alors, une columelle de $10 \times 12\ \mu$. Spores ovales, de $3 \times 4-5\ \mu$. Nous la disons la forme à spores ovales.

Ces deux formes se rencontrent couramment dans le sol. Leurs caractères distinctifs sont aussi accentués qu'entre le *Z. Maelleri* et quelques autres *Zygorhynchus* voisins de cette dernière espèce. On se demande si ces espèces, à la suite de leur autofécondation rigoureuse, ne sont pas en réalité que des formes appartenant à la même unité systématique.

Zygorhynchus macrocarpus sp. nov. — Du sol provenant d'une tourbière de pente sur le versant Sud du Puy Ferrand (1.600 m.), nous avons isolé à deux reprises (1926, 1928) un *Zygorhynchus* qui ne correspond à aucune espèce connue (fig. 1).

Cæspitulis primo flavis, dein brunneo-griseis, demum atris, plerumque vix 1-2 mm. altis (in pane cultus usque ad 3-4 mm.); hyphis sporangiferis sympodialiter vel inæqualiter ramosis, ramulis erectis vel contortis, vel etiam infra sporangium arcuato-inflexis, 15-20 μ crassis (extremis 7-30 μ); sporangiis globosis, 50-80 (100) μ , in minoribus usque ad 25 μ , leviter depressis, initio pallidis, dein fusco-griseis, membrana griseola, spinulosa, in

aqua disrumpente et collare basilare relinquente; columella levi, libera vel tenuiter adnata, aplanata, interdum globosa, 20-40 μ alta, 25-45 μ lata (in sporangiolis usque ad 8 μ diam.); sporis ovoideis, levibus, læviter flavis, sæpe 1-2 guttatis farctis, 2,5-3 $\times$ 4,5-5 μ , rarius usque ad 7 μ longis; chlamydosporis copiosis, utplurimum sphaericis, varie magnitudinis, 5-25 μ diam.; in mycelio submerso præsentibus; hyphis zygosporiferis validis, dendrice ramosis; zygosporis globosis, 50-100 μ diam., initio tuberculis minutis, pallide brunneis, demum spiculis absolute nigris, acutis, sæpe recurvus, ad basim stellariformibus, regulariter sparsis, suspensores valde difformes, minor rectus, major curvatus, piriformi-inflatissimus, utplurimum brevis; azygosporis raris.

Hab. — Ad terram. — Z. Dangeardii affinis.

Cultivée sur les liquides de RAULIN neutre, de VAN TIEGHEM, de VEIRIJSKI, solidifiés avec 1,5 p. 100 d'agar, cette Mucorinée ne donne qu'un faible développement et de rares sporanges. Les filaments aériens, peu élevés, forment des sortes d'arbucules très caractéristiques : le tronc dressé, rigide, portant sur le sommet de courts rameaux dirigés presque horizontalement et pourvus de zygospires (fig. 1, a). Le développement devient luxuriant lorsque le Champignon est cultivé sur le pain ou sur la carotte. Les filaments aériens se ramifient alors irrégulièrement et portent sans ordre apparent des zygospires. Dans ce dernier cas, la colonie, qui noircit plus ou moins vite suivant les milieux, fournit un grand nombre de sporanges, entremêlés de nombreux sporangioles, ces derniers sont dépourvus parfois de columelle et renferment des spores ordinaires.

Les zygospires de cette espèce sont caractéristiques. A maturité, leur surface est recouverte d'épines pointues, à base étoilée, dont les branches s'adaptent régulièrement aux intervalles qui séparent les branches des épines contiguës. Ces épines sont de dimensions relativement élevées : elles sont hautes de 6 à 7 μ et larges de 8 à 10 μ (fig. 1, d à f). Sur le liquide RAULIN neutre, les zygospires mûrissent plus lentement et l'épispire reste souvent brune.

Les progamètes, sauf exception, prennent naissance sur les rameaux très courtement bifurqués (fig. 1, b et c). Après la

fusion des gamétanges, un des suspenseurs grossit considérablement, mais s'allonge peu, de sorte qu'il prend souvent une forme presque sphérique, dont le diamètre peut atteindre jus-

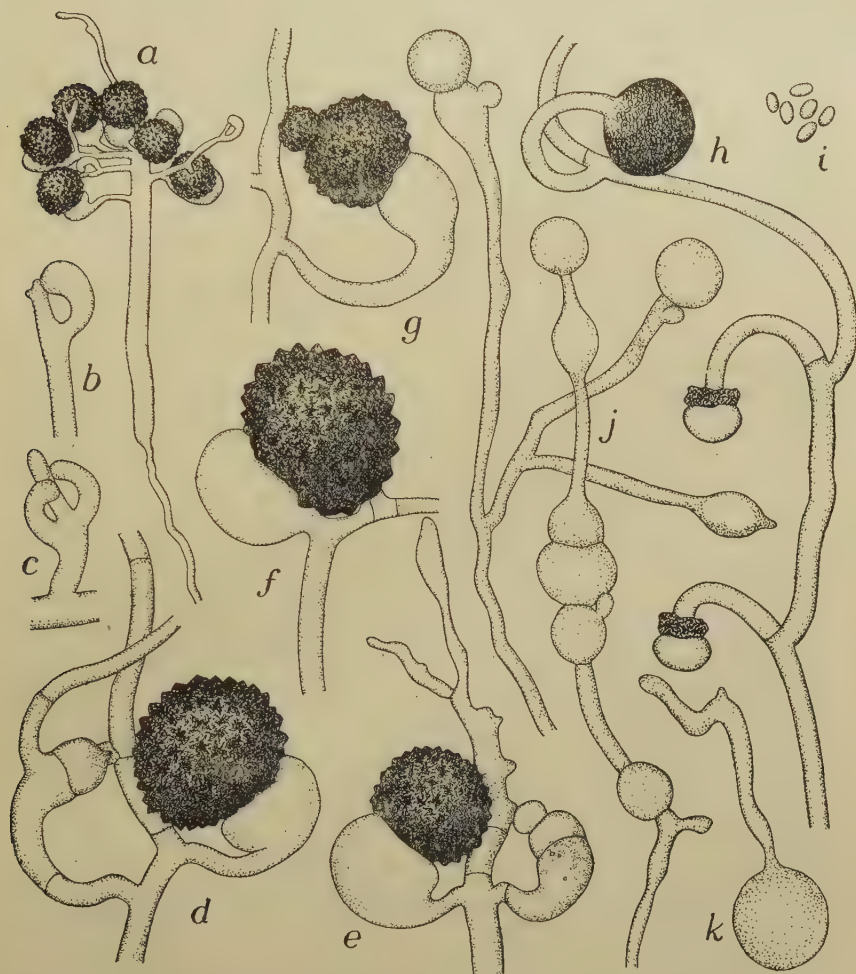


Fig. 1. — *Zygorhynchus macrocarpus* sp. nov. : *a*, aspect général du zygosporangium, cultivé sur le liquide solidifié de Raulin neutre ; *b*, *c*, jeunes rameaux copulateurs ; *d*, *e*, *f*, divers stades de la formation des zygospores ; *g*, azygospores ; *h*, sporangiophores, sporanges et columelles ; *i*, spores ; *j*, chlamydospores dans le mycélium rampant ; *k*, cellule géante en germination.

Grossissement : *a*, 84 fois ; *b* à *h*, *j* et *k*, 240 fois ; *i*, 665 fois.

qu'à 70 μ et se rétrécit brusquement à la base. Tout l'ensemble offre, à certains égards, l'aspect des zygospores du *Z. heterogamus* Vuillemin (1).

Cultivé dans le liquide de RAULIN neutre, le mycélium souterrain forme, en se fragmentant, des cellules géantes (50 μ de diamètre), sphériques, incolores, à membrane mince, et à contenu granuleux, surtout dans la région périphérique. Ces cellules, qui germent dans les conditions favorables en filament ordinaire, sont comparables à ceux que RITTER (1913) a observé chez les différentes Mucorinées cultivées dans les solutions acides (fig. 1, g).

Cette espèce, caractérisée surtout par la forme de ses zygospores et ses sporangiophores circinés, se distingue facilement de la plupart des *Zygorhynchus* connus. Elle se rapproche du *Z. Dangeardi* Moreau par l'aspect d'ensemble de ses cultures, mais en diffère par de nombreux points par l'appareil asexuel et par la forme et la grandeur de ses zygospores.

Absidia spinosa Lendner. — Plusieurs souches ont été isolées du sol des forêts et des champs.

Dicranophora fulva Schröter. — Malgré sa rareté, cette espèce a été signalée deux fois, d'abord par SCHRÖTER (1886) sur le *Paxillus involutus*, dans le grand duché de Bade, à Rastatt, puis par VUILLEMIN (1907) sur le *Gomphidius viscidus*, dans les forêts du Taygète, à Boliana. L'exemplaire, que nous avons obtenu, croissait sur le *Boletus scaber*, provenant des bois de Royat (Puy-de-Dôme). La colonie, d'une couleur jaune splendide, est formée par deux sortes de sporangiophores non phototropiques. Les zygospores, très hétérogamiques, pullulent à la surface et dans la profondeur du chapeau de l'Agaricinée où elles sont par milliers. Mais cette espèce peut être cultivée aussi dans la plupart des milieux artificiels ou naturels, le pain ou la carotte de préférence.

Un fait notable d'ordre biologique est le parasitisme de cette Mucorinée sur le *Boletus*. VUILLEMIN a déjà suggéré l'affinité des *Paxillus* et des *Gomphidius* en considérant la capacité de ces Basidiomycètes de nourrir spontanément le même *Dicrano-*

(1) Figures in Blakeslee, Mycol. Centrbl., II, 1913.

phora. Nos observations fournissent un autre argument en faveur de la ressemblance des *Boletus* et des *Parillus*, genres qu'on attribue récemment aux Bolétacées.

2. Espèces hétérothalliques.

Mucor Mucedo L. — De nombreux thalles que nous avons isolés sont de sexe (+) ou ne manifestent aucune activité sexuelle. Le thalle (—) nous a été envoyé par le « Centraalbureau voor Schimmelcultures » d'Amsterdam. Quoiqu'il appartienne au groupe des Monomucor, sa ramification est très fréquente, surtout chez les petits sporangiophores au voisinage du substratum ou à la rencontre d'un autre champignon, le *Penicillium* par exemple.

Mucor hiemalis Wehmer. — Rencontrée par BEHRENS, décrite par WEHMER, sexuellement isolée par HAGEM, cette espèce, très répandue dans les différents sols de notre région et sur les matières organiques en décomposition, est encore peu signalée en France. Son polymorphisme est bien connu (par exemple : la hauteur des sporangiophores est 1 centimètre pour WEHMER, 2 centimètres pour HAGEM, et 4 à 5 centimètres pour LENDNER). De nombreuses races établies jusqu'ici, surtout par l'école de Genève, sont d'ordre physiologique. Mais ces races n'ont généralement pas des caractères morphologiques identiques. Leur distinction, à ce point de vue, serait surtout intéressante, en ce qu'elle nous démontre la difficulté de reconnaître les espèces du genre *Mucor*, espèces qui, très voisines les unes des autres, peuvent avoir une valeur parfois discutable.

C'est ainsi qu'en outre des races biologiques qui nous occuperont plus loin, nous croyons être arrivé à établir l'existence des trois formes suivantes, dont les caractères distinctifs sont constants.

Forme A. — Sur les liquides solidifiés de RAULIN neutre, de VAN TIEGHEM, les filaments aériens s'élèvent de 1 à 1,5 centimètre de haut; ils deviennent, sur le pain, plus denses et atteignent 3 centimètres. La couleur de gazon est grisâtre. Les sporanges sont toujours plus abondants et les rameaux plus rares. Les columelles sont incolores ou bleutées. Les spores sont *iné-*

gales, ovales, arrondies aux deux extrémités. Les zygospores, noires, sont généralement recouvertes d'épines régulièrement distribuées et à base polygonale.

Presque toutes les souches appartenant à cette forme ont été isolées du sol et se rapprochent du spécimen de la collection d'Amsterdam.

Forme B. — Sur les liquides solidifiés de RAULIN neutre et de VAN TIEGHEM, le développement se fait comme dans la forme précédente. Mais sur le pain, la colonie reste toujours blanche, à cause des sporanges moins abondants, même dans un âge assez avancé. La ramification est très fréquente. Les columelles sont incolores et à contenu limpide. Les spores sont *inéga-les, ovales, allongées, presque pointues aux deux extrémités*. Les zygospores sont noires, à épines généralement groupées en larges plaques, séparées par des sillons zigzagants, se dirigeant vers les deux tympanes opposés.

Rencontrée sur les sols et sur les matières organiques en putréfaction, cette forme correspond peut-être à la variété *albus* de LENDNER (1919), variété qui, connue seulement sous le sexe (—), a aussi une couleur blanche éclatante.

Forme C. — Cette forme a été longtemps considérée, dans nos cultures, comme une espèce indépendante. Si nous nous sommes décidé à la rapporter au *M. hirmalis*, c'est que la réaction sexuelle de ses thalles (+) et (—), avec ceux des formes précédentes aboutit à la formation des vraies zygospores.

Le gazon, comme la forme A, est gris-blanchâtre. Les sporangiophores, plus rigides, se ramifient souvent régulièrement en sympode. Les columelles sont bleutées ou grisâtres, sphériques. Les spores sont *égales, ovales, régulières, généralement de 4 à 6 μ de long*. Les zygospores, noires ou rougeâtres, ont un contour polygonal; la plupart d'entre elles possèdent, à côté de chaque tympan une zone noire, comme BAINIER (1884) l'a observé chez le *Mucor fragilis*.

Isolée parmi les champignons du sol, cette forme est caractérisée surtout par l'uniformité de ses spores; tandis que chez les deux autres, la longueur des spores varie entre 3 et 11 μ (1).

(1) La forme et la grandeur des spores sont, parmi les autres, des carac-

Il est intéressant de remarquer que, si on rencontrait à la fois un sexe de cette dernière forme et un sexe des deux autres, on aurait entre les mains une espèce à dimorphisme très accentué (1).

Barbara PRICE (1927) distingue chez le *M. hiemalis* deux races, dont l'une, à mycélium blanc grisâtre, phototropique et à sporanges nombreux, semble correspondre à notre forme A, et l'autre, à mycélium jaunâtre, non phototropique, à sporanges moins abondants et à sporangiophores peu serrés, est plus voisine de notre forme B. L'existence de nombreuses races variées, surtout comme celle de notre forme C, nous montre combien est accentuée la difficulté de classer les *Mucor* par leurs caractères morphologiques. Si chaque race morphologique avait deux thalles sexuels, la combinaison de leurs caractères par leurs multiples croisements donnerait naissance à un nombre considérable de variétés, et la définition de l'espèce deviendrait fort difficile si non impossible. N'est ce pas là une des causes des difficultés de la systématique des *Mucor* éprouvées par les différents auteurs (2)?

Mucor racemosus Fres. — Nous n'avons rencontré qu'une seule fois les zygospores de cette espèce commune, sur les excré-

tères les plus constants bien qu'elles soient encore sujettes à la variation suivant les milieux comme COSTANTIN (1887), DURANDART (1912) l'ont démontré chez certains *Mucor*. C'est ainsi que, comme dans la classification pratique du genre *Mucor* de NAUMOFF (1915), nous établissons les caractères distinctifs de ces trois formes surtout d'après les spores.

(1) D'autres différences consistent en le mode de développement du mycélium rampant. Dans le liquide solidifié de VAN TIEGHEM, le mycélium est plus fin et rétréci au sommet; dans celui de RAULIN neutre, le mycélium, boursofflé, se développe plus difficilement. Mais dans ces deux cas, les formes A et B ont du mycélium très pelotonné dont l'extrémité s'arrête au même niveau, tandis que celui de la forme C s'avance très rapidement et s'étend surtout en longueur.

(2) Citons quelques souches rencontrées correspondant à ces trois formes et qui interviennent plus loin dans notre travail.

Forme A : les souches 21 (Bois de Ceyrat), 28 (champs, Clermont), 62 (Puy de Serveix), 125 (Nardaie, du Puy de la Perdrix), 142 (prairie, Besse), 145 (bois, Besse), 148 (Callunaie, Besse), 161 (Vignoble, Vic-le-Comte).

Forme B : les souches 5 (Fruit pourri, Clermont), 27 (coprophile), 65 (Tourbière du lac de Bourdouze), 73 (coprophile), 87 (Tourbière du lac de Chambez), 120 (Bois, Besse), 152 (Champs, Clermont).

Forme C : la souche 109 (Prés salés, Saint-Nectaire).

ments du lapin. N'ayant pu isoler le thalle (—), nous ne possédons qu'un matériel restreint pour nos études. Les zygospores correspondent à la description de BAINIER, sauf que nous en avons observé qui atteignent jusqu'à 110 μ de diamètre (85 μ pour BAINIER).

Absidia glauca Hagem. — De nombreuses souches ont été isolées dans le sol de différentes localités.

Absidia cylindrospora Hagem. — Le thalle (—), rencontré une seule fois, nous a fourni des zygospores avec plusieurs thalles (+), quoique assez tardivement. Les fulcres, se présentant sur l'un ou sur les deux suspenseurs, offrent ce caractère peu ordinaire qu'ils se développent facilement en filaments sporangifères ou zygosporifères.

Absidia Orchidis (Vuillemin) Hagem. — De nombreux thalles des deux sexes ont été isolés dans le sol.

Phycomyces nitens Agardh. — Nous n'avons jamais rencontré cette espèce que nous avons obtenue du « Centraalbureau voor Schimmelcultures » (1).

*
* *

Sans compter les formes, les races ou les autres espèces moins importantes nous étudions principalement, dans ce travail, en tout une quinzaine de Mucorinées, tant homothalliques qu'hétérothalliques et tant isogamiques qu'hétérogamiques. Il ne semble pas qu'il existe, comme le croyaient certains auteurs, de rapport entre le parasitisme et l'hétérogamie ou entre ce dernier et l'homothallisme; les espèces saprophytiques et hétérothalliques peuvent aussi bien réaliser ces différents modes de reproduction.

D'autre part, toutes les espèces étudiées sont strictement monoïques ou dioïques. En outre, certaines races que nous avons isolées, chez le *Mucor hiemalis*, le *M. Mucedo*, ne réagissent ni avec l'un, ni avec l'autre thalle des deux sexes, quoique leurs caractères morphologiques correspondent d'une façon

(1) Selon BURGEFF (1925), cette espèce serait en réalité le *P. Blakesleeana* BURGEFF. Les caractères de ses zygospores ne correspondent, en effet, pas exactement à la description de VAN TIEGHEM. Nous continuons à l'appeler ici du nom de *P. nitens* suivant la dénomination de la culture originale.

parfaite à ceux des races sexuées. Ces faits, souvent signalés dans les travaux récents, ont été expliqués par l'existence, chez les Mucorinées, des races neutres. Cette signification, d'après BLAKESLEE (1920) lui-même, est provisoire et arbitraire ; car, à la suite de la ségrégation des races, comme on le remarque assez fréquemment, les thalles inactifs vis-à-vis de certains thalles pourraient réagir avec les autres.

Enfin, nous avons rencontré une Mucorinée qui, par les caractères de son appareil asexuel, correspond au *Zygorhynchus Mølleri*, mais en diffère par l'absence de la reproduction sexuelle. C'est peut-être une autre espèce que ce dernier *Zygorhynchus*, si des espèces différentes peuvent être morphologiquement identiques ; tel est, par exemple, le cas d'*Absidia spinosa* et d'*A. cylindrospora* et probablement le cas du *Zygorhynchus* (*Mucor*) *spinosus*, de SARTORY et ses collègues, et du *Mucor spinosus* Van Tieghem que SATINA et BLAKESLEE (1926 b) ont mentionné comme hétérothallique. Mais par défaut d'une preuve positive, nous considérons provisoirement notre espèce, dans un chapitre ultérieur, comme une race ayant perdu la fonction sexuelle.

II. — SÉGRÉGATION DES SEXES

La question de la ségrégation des sexes ne se pose plus aujourd'hui chez les espèces hétérothalliques, les cas divers ont été indiqués par BLAKESLEE (1906 a), BURGEFF (1912), chez certaines espèces telles que le *Mucor Mucedo*, le *Phycomyces nitens*. Chez les Mucorinées homothalliques, on sait que les zygospores sont bisexuelles, produisant un sporophyte homophytique, mais l'époque de la polarisation des deux sexes reste encore à préciser.

Examinons successivement les filaments zygosporifères, les progamètes et les gamétanges.

A. — Les filaments zygosporifères.

Il est évident que, même chez les espèces qui possèdent séparément les sporangiophores et les zygothécies, les filaments

qui portent les progamètes de l'un ou de l'autre des deux sexes restent bisexuels. Chez le *Sporodinia grandis*, les zygosporos naissent sur les filaments dichotomiques, souvent assez éloignées du point de bifurcation. En sectionnant une partie de ces filaments bifurqués et en le forçant à se développer, on voit parfois que le tronçon ainsi isolé fournit de nouveau les zygo-

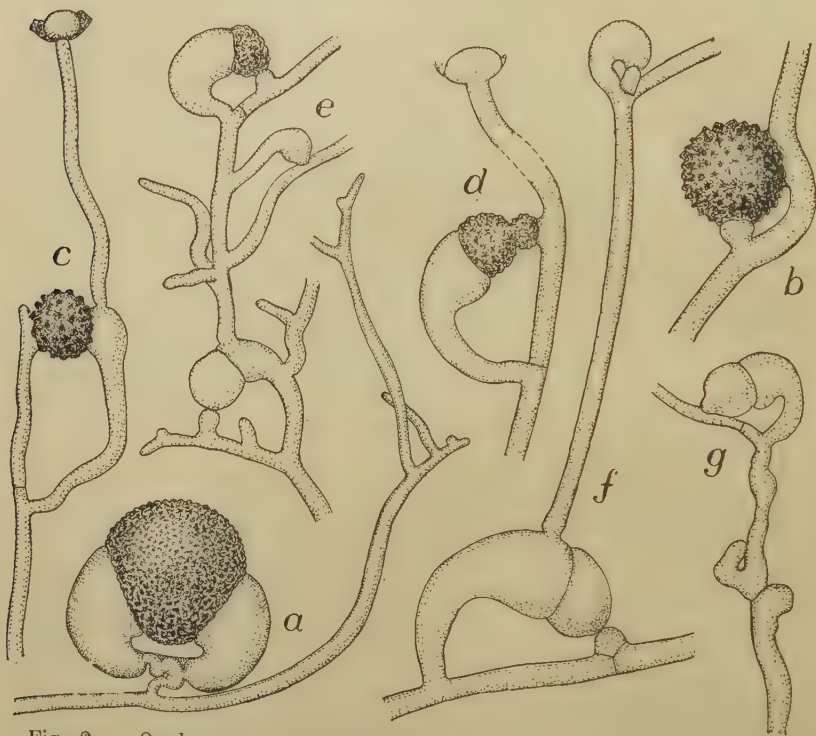


Fig. 2 — Quelques cas particuliers de la formation et de la disposition des zygosporos chez les espèces homothalliques.
 a, une zygosporo de *Sporodinia grandis*, prenant naissance sur un filament, aucune cloison ne séparant les deux suspenseurs (gross. 70).
 b, une zygosporo de *Zygorhynchus Mølleri*, sur un filament, ses suspenseurs étant absents ou rudimentaires (gross. 390).
 c, prolifération du suspenseur femelle de *Zygorhynchus Mølleri*, en donnant un sporange bisexuel (gross. 240).
 d, le même cas chez *Z. macrocarpus*, un sporange bisexuel se forme sur le gamétophore qui a fourni le gamétange mâle ; e, f, prolifération du suspenseur femelle chez la même espèce, en donnant de nouveau les gamétanges des deux sexes ; g, suspenseur femelle se continue avec la partie du filament en contact avec un jeune progamète femelle (gross. 240).

phores. D'ailleurs, nous avons observé quelques rares zygos-pores dont les deux suspenseurs sont portés par un filament unique (fig. 2, a). Ces suspenseurs sont continus intérieurement entre eux, dépourvus de cloison qui les sépare à la base, et arqués comme les zygosporos du *Phycomyces nitens* — surtout celles qui naissent sur les filaments monoïques de cette dernière espèce. D'autre part, chez le *Mucor genevensis*, les gamètes des deux sexes, comme on sait, sont portés par des filaments aériens différents. La séparation des sexes semble déjà réalisée à partir du mycélium rampant qui donne ces deux gamétophores dont l'un est généralement d'un calibre plus réduit et, lorsque plusieurs zygosporos sont attachées par un côté sur le même filament, porte des progamètes plus petits (fig. 3). Or, la bisexualité de ces filaments se montre facilement lorsqu'ils portent, par hasard, des sporanges, toujours bisexuels, ou quand ils se développent en un filament fournissant des zygosporos.

Ce n'est donc pas exactement l'avis de Burgeff (1913). En étudiant le *Zygorhynchus* et l'*Absidia spinosa*, cet auteur voit que la copulation prend toujours place entre une branche terminale, du sexe (—) et une branche latérale, du sexe (+). Si la rencontre de ces deux branches n'a pas lieu, cette même branche latérale devient elle-même terminale en donnant sur son flanc une deuxième branche latérale ; la première branche latérale devient ainsi capable d'entrer en conjugaison avec la deuxième branche latérale qui est du sexe (+). Burgeff considère, dans ce cas, que la première branche latérale a changé son sexe de (+) à (—), puisqu'elle porte maintenant le gamétange mâle. Cette théorie, bien qu'ingénieuse, nous semble être superflue, et être erronée lorsqu'elle considère que le sexe est déjà déterminé dans les hyphes. Pour notre part, nous croyons que les hyphes d'espèces monoïques renferment dans toute leur étendue les éléments des deux sexes et il n'est point étonnant de voir les rameaux porteurs de l'organe d'un des sexes peuvent fournir les organes du sexe contraire.

B. — Les suspenseurs.

L'opinion courante attribue aux progamètes le commencement de la ségrégation des éléments sexuels chez les espèces homothalliques. En effet, la sexualité ne s'affirme que par la réaction mutuelle et par conséquent, comme disait VUILLEMIN (1908), « la qualité (+) et (—) se sépare seulement dans les branches copulatrices ».

Les branches copulatrices se différencient en deux parties : le gamétange et le suspenseur. Cette dernière partie, stérile, est-elle unisexuelle comme l'indique son aspect extérieur ou conserve-t-elle encore les éléments des deux sexes, comme le filament qui la porte ?

Les observations suivantes nous aident à éclaircir cette question.

1^o Absence des suspenseurs.

Les *Zygorhynchus* possèdent des suspenseurs très dimorphes en apparence. Il peut arriver parfois que les suspenseurs sont

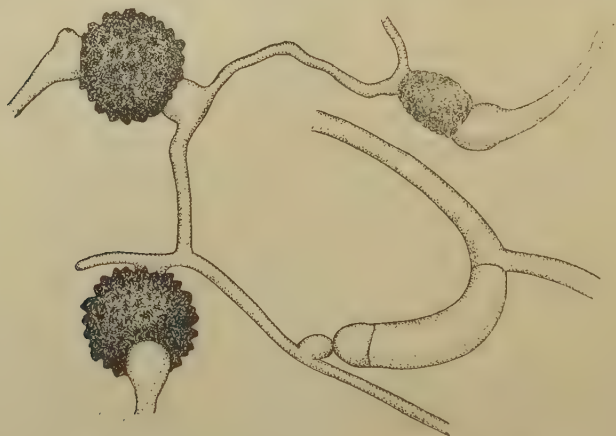


Fig. 3. — *Mucor genevensis* : Les suspenseurs de dimensions plus faibles naissent sur le même filament (gross. 240).

totalemtent absents. Nous avons observé, chez le *Z. Mælleri*, cultivé sur milieu richement peptonisé, certaines zygospores portées par un même tronçon d'un filament continu qui avait

dû être incurvé primitivement en un fer à cheval dont les deux branches avaient réagi au point de leur contact. On ne voit pas ici les suspenseurs (fig. 2, *b*).

2° Prolifération des suspenseurs.

Généralement les suspenseurs se flétrissent à mesure que les zygospores grandissent. Nous avons vu assez fréquemment que, chez le *Zygorhynchus Mølleri*, dans le cas de prolifération, les suspenseurs du grand tympan forment, de nouveau, les sporangiophores (fig. 2, *c*) ou un rameau qui produit à son tour les progamètes des deux sexes. Ce phénomène se retrouve également chez le *Z. macrocarpus* lorsqu'il est cultivé sur le liquide solidifié de VEIRIJSKI ou sur une solution de glucose très concentrée (fig. 2, *e, f*). Mais à côté du petit tympan, on ne voit que très rarement la prolifération du rameau zygosporifère. Ce dernier, discontinu avec d'autres parties du thalle grâce à une cloison existant à sa base, se flétrit après la différenciation du gamétange, et n'approvisionne pas, comme disait GREEN (1927), l'alimentation des zygospores. Néanmoins on voit parfois qu'il développe à leur sommet un sporange qui renferme probablement les spores bisexuelles (fig. 2, *d*).

3° Régénération des suspenseurs.

En essayant de faire germer les azygospores, nous avons vu, chez le *Sporodinia grandis*, quelques suspenseurs qui, s'attachant aux azygospores jeunes, donnent, après avoir été cicatrisés, un nouveau mycélium. Ce dernier nous a fourni ultérieurement des zygospores.

La formation séparée des zygophores et des sporangiophores chez le *Sporodina* facilite ces expériences. Chez le *Zygorhynchus*, les zygospores sont mélangées avec les spores, ces dernières se séparant difficilement. Pour faire régénérer les suspenseurs, nous avons opéré de la façon suivante :

Le *Zygorhynchus macrocarpus* a été cultivé sur les liquides solidifiés de RAULIN neutre ou de VEIRIJSKI, dans lesquels les sporanges ne sont jamais abondants. Puis, dès que les jeunes

zygospores commencent à apparaître, les gamétophores sont arrachés par petites grappes et transportés dans un liquide nutritif, le liquide de VAN TIEGHEM par exemple, qui est très favorable au développement de ces champignons. Après un ou deux jours, on voit que de nombreux suspenseurs, généralement ceux du grand tympan, bourgeonnent en donnant des filaments mycéliens, parfois assez étendus (fig. 4), que l'on isole facilement des autres parties du thalle ou de quelques spores germées dans les mêmes conditions. Le mycélium ainsi isolé a été

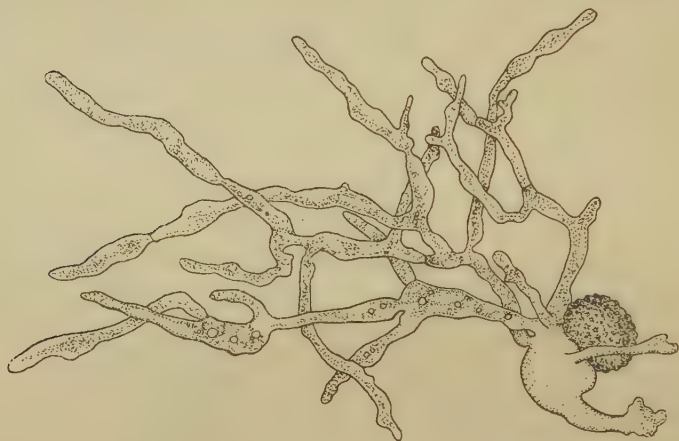


Fig. 4. — Germination du suspenseur de *Zygorhynchus macrocarpus* (Gross. 170).

transporté sur une lame porte-objet où se trouve une mince couche du milieu nutritif, maintenue dans une atmosphère humide. Sous le microscope, on voit s'élever plus tard sur ce mycélium des sporangiophores produisant les spores bisexuelles, ou bien souvent des zygospores apparaissent directement.

Mais c'est chez le *Dicranophora fulva* que les suspenseurs et les progamètes font avec une grande facilité retour à l'état du mycélium végétatif et bisexuel.

Chez cette dernière espèce, la formation des zygospores, différente de celle d'autres Mucorinées, se fait à l'intérieur du substratum ou au sein du milieu liquide. En la cultivant dans le jus de carotte, par exemple, et en la maintenant constam-

ment dans une vie aquatique, on peut obtenir des colonies étendues de zygospores, sans aucune trace de sporangiophores, qui se forment seulement dans le milieu aérien. Le mycélium nutritif, d'abord long, cylindrique et lâchement ramifié, fournit de temps à autre des branches agglomérées, denses et trapues, sur lesquelles naissent les ampoules copulatrices. Ces dernières sont mélangées avec de nombreuses ampoules, plus ou moins arrondies, restant stériles, et dont le caractère bisexuel se montre aisément, lorsque, presque toujours, elles forment des mycéliums ou des sporangiophores qui se reproduisent ultérieurement par la voie sexuelle.

Pour faire régénérer les progamètes, avant leur différenciation en gamétanges et en suspenseurs, nous avons opéré de diverses façons, le plus souvent en faisant déclencher l'évolution normale des deux sexes par un changement quelconque des conditions externes. On peut, par exemple, faire diminuer la concentration du liquide nutritif où baignent les zygomorphes en y ajoutant de l'eau stérilisée. Au bout d'une journée, en faisant promener sous le microscope les cultures ainsi opérées, on aperçoit très fréquemment de nombreux progamètes qui, au lieu de donner les gamétanges, développent des filaments mycéliens ou sporangifères (fig. 5, *h*) ; il en est de même pour les suspenseurs. Il suffit alors de faire détacher ces organes en germination des filaments qui les portent et de les placer dans un milieu nutritif où on puisse observer directement sous le microscope les différentes phases de leur développement.

Une autre méthode plus sûre consiste à faire détacher les progamètes ou les suspenseurs de leurs filaments porteurs et à les faire germer dans les gouttelettes pendantes. La cellule de VAN TIEGHEM, par ses dimensions restreintes, n'est pas propre au développement de ce Champignon, surtout pour le forcer à y former les zygospores. Nous avons disposé ainsi des gouttelettes pendantes sur la surface interne du couvercle bien plat de boîtes de Pétri qui contiennent au fond une nappe d'eau pour maintenir une atmosphère humide. Le liquide nutritif, composé du jus ou de la décoction de Carotte, est disposé, en nombre variable de gouttelettes dans chaque boîte, à l'aide d'une pipette stérilisée. Les suspenseurs des deux sexes,



Fig. 5. — *Diceranophora fulva* : reproduction sexuelle et ses anomalies.
a à g, divers stades de l'évolution d'une même zygospore : a, formation des
progamètes (10 h. 30) ; b, progamètes adultes (15 h.) ; c, isolement du
gamétange mâle (15 h. 35) ; d, début de l'apparition de la membrane
tympanique dans le plus gros progamète (16 h. 50) ; e, isolement du
gamétange femelle (17 h. 35) ; f, fusion gamétangiale (18 h. 45) ; g, très
jeune zygospore (8 h. du deuxième jour).
h, germination de l'ampoule copulatrice femelle.
i, germination du suspenseur mâle ; j, le même, un jour après.
k, germination du suspenseur femelle.
l, gamétange femelle produisant un sporangiophore.
m, n, germination des gamétanges femelles.
o, p, gamétange germant, donnant directement les gamétophores.
Grossissement : a à o, 415 fois ; p, 40 fois.

extraits, sous le binoculaire, d'une colonie de zygospores sans aucune trace de sporanges, sont transportés par une aiguille, chacun dans une de ces gouttelettes pendantes où ils germent avec une facilité étonnante, en donnant les filaments mycéliens et sporangifères (fig. 5, *i* à *k*).

Pour les suspenseurs du gros tympan, la germination est relativement très fréquente (presque chez la moitié des suspenseurs ainsi détachés), surtout chez les individus jeunes, pourvus d'un contenu opaque et peu coloré. On voit aisément que, pendant la germination, le contenu de ces organes se dilue peu à peu et devient presque limpide au bout de quelques jours. Le mycélium naissant, pourvu toujours d'un protoplasme dense et homogène, se développe lentement, et donne directement, après un long parcours, des filaments porteurs de zygospores, s'il reste toujours submergé ; il forme les sporangiophores monopodiaux ou dichotomiques, s'il se dresse en l'air ou se trouve dans un milieu relativement peu humide.

Les suspenseurs du sexe mâle, aux dimensions beaucoup plus petites, se flétrissent généralement dans ces conditions. Mais on rencontre aussi leur germination en un ou deux tubes mycéliens qui se comportent de la même façon que le mycélium du suspenseur précédent (fig. 5, *i* et *j*).

Les colonies issues de la germination du suspenseur mâle et du suspenseur femelle, ne manifestent entre elles aucune particularité ; toutes deux conservent intacts leurs caractères bisexuels.

*
* *

En dehors de ces cas particuliers, les suspenseurs sont souvent continus avec les filaments qui les portent. Les cloisons existent au niveau de bifurcation des rameaux porteurs de zygospores, chez le *Sporodinia* par exemple ; mais le suspenseur du grand tympan est généralement continu, chez le *Zygorhynchus*, avec les filaments végétatifs ou sporangifères ; tandis que chez le *Dicranophora*, les deux suspenseurs, lorsqu'ils prennent naissance, pas toujours, sur le même tronçon du filament, communiquent entre eux. Or dans la continuité du pro-

toplasme, il n'y a pas de raison pour qu'une partie soit essentiellement différente de l'autre.

Ces différents arguments semblent donc indiquer que, chez les Mucorinées homothalliques, les progamètes et les suspenseurs, bien que leurs caractères morphologiques indiquent une disjonction sexuelle, conservent encore les éléments des deux sexes.

Ces phénomènes rappellent les faits que MOREAU (1913) a signalé chez le *Vaucheria* où les oogones et les anthéridies peuvent faire retour, par leur avortement, à l'état végétatif et donnent, de nouveau et sans distinction, les organes reproducteurs des deux sexes. Ceci indique combien est longue, chez ces individus hermaphrodites, la durée de l'état bisexuel par rapport à l'époque de polarisation sexuelle, si cette dernière se fait, comme on l'admet *a priori*, seulement dans les gamétanges.

C. — Les Gamétanges.

Il ne paraît pas douteux que chaque gamétange ne renferme que les éléments du sexe qui lui est propre et on pourrait essayer d'obtenir les thalles unisexuels d'espèces homothalliques en faisant germer leurs azygospores ou en forçant la régénération de leurs gamétanges.

Contrairement à l'opinion admise pour les espèces homothalliques, nous n'avons jamais rencontré d'azygospores chez le *Dicranophora* malgré ses caractères très accentués de hétérogamie ; mais la vitalité spéciale de ses gamétanges pourrait avoir comme conséquence certains phénomènes intéressants.

Comme chez cette espèce, le gamétange mâle conserve toujours sa forme et ses dimensions primitives pendant la maturation des zygospores, il n'est pas toujours facile de distinguer un gamétange d'une jeune zygospore. Quelques mots pour préciser les différentes phases du développement de cette dernière seraient donc nécessaires.

L'ampoule copulatrice du sexe femelle ne se forme que sous l'action provocatrice du contact du gamétophore mâle, qui évolue plus rapidement. Elle donne, sous cette action et au point du contact, une protubérance qui grandit lentement, se trans-

formant, suivant le cas, soit en gamétange, soit en progamète entier. Elle est, d'autre part, toujours opaque, obscurcie par l'existence dans son intérieur d'une sorte de substance de réserve, cette dernière se teignant plus tard en rouge ou en jaune, sauf vers la région mitoyenne où le protoplasme est plus homogène et plus concentré. Presque sans exception, le gamétange du sexe mâle apparaît le premier, mais le développement de la branche qui le porte s'arrête définitivement. En même temps et longtemps après, l'ampoule femelle continue à augmenter de taille, son tympan apparaît ensuite, en progressant lentement de la périphérie vers le centre. Ce n'est qu'après l'isolement complet de ces deux gamétanges de leurs gamétophores que la membrane mitoyenne commence à s'effacer. Pendant la communication des loges des sexes opposés, l'immobilité de certaines granulations cytoplasmiques, visibles sous le microscope à cause de la vie aquatique de ces zygospores, semble indiquer qu'il n'y a pas de mélange rapide du contenu des deux sexes, tout au moins pendant que la membrane de la jeune zygospore reste transparente (fig. 5, *a* à *g*).

Tous ces stades différents se succèdent plus ou moins rapidement (1) et on voit que, entre la formation des gamétanges femelles et la fusion des deux compartiments sexuels, il ne se passe qu'un temps très court pour isoler les gamétanges. Heureusement toutes les zygospores ne sont pas régulièrement évoluées et il suffit souvent d'un moindre changement du milieu ambiant ou nutritif pour rendre la fusion impossible ou retardée. D'ailleurs, il n'est pas toujours difficile de distinguer un gamétange d'une zygospore : les deux compartiments sexuels sont intimement soudés chez cette dernière et on ne peut pas les séparer sans les blesser, il n'en est plus de même pour les gamétanges non fusionnés.

(1) Le processus sexuel varie en vitesse suivant les conditions du milieu. Ainsi depuis la formation du gamétange mâle jusqu'à la disparition de la membrane mitoyenne, il se passe un temps, par exemple de 1 heure (à la température de 18°) à 3 heures (à 14° environ). Dans ce dernier cas, la formation du petit tympan dure 10 à 20 minutes ; celle du grand tympan dure au moins une demi heure ; tandis que la dissolution de la membrane mitoyenne se fait dans 5 à 15 minutes.

De très nombreux gamétanges ainsi isolés sont transportés chacun dans une gouttelette pendante, disposée de la façon que nous avons indiquée précédemment. Les uns se flétrissent, en se plasmolysant, et les autres bourgeonnent, en donnant des mycéliums qui, en nombre variable pour chaque gamétange et à contenu protoplasmique dense et homogène, s'allongent lentement. Le contenu du gamétange germant se raréfie et perd peu à peu son opacité. Le mycélium naissant peut donner ainsi, suivant les conditions de culture, directement des rameaux zygosporifères portant les organes des deux sexes (fig. 5, *m à p*), ou des sporangiophores, le plus souvent monopodiaux, fournissant les spores bisexuelles (fig. 5, *l*).

Toutefois, cette régénération n'a pu se faire qu'à partir du gamétange femelle, plus volumineux et renfermant plus abondamment des matières de réserve. Le gamétange mâle est particulièrement minuscule chez le *Dicranophora* et nous n'avons jamais observé sa germination.

On ne peut pas douter de la nature authentique de ces gamétanges mis en opération; car, à la fin de leur germination, ces organes deviennent hyalins et transparents, et la continuation de leur paroi se montre aisément, surtout après une coloration.

Nous sommes donc conduit à admettre que, chez les Mucorinées homothalliques, au moins chez le *Dicranophora fulva*, les gamétanges, malgré la différence de leurs caractères morphologiques, peuvent renfermer chacun encore les éléments des deux sexes.

Ces données, contrairement à l'opinion admise et bien qu'imprévues, ne sont pourtant pas absolument nouvelles. Chez le *Vaucheria hamata* D. C., une algue homothallique, von WETTS-TEIN (1920) a déjà signalé que les oogones et les anthéridies, piquées artificiellement par la pointe d'une aiguille se développent presque toujours en nouveaux thalles monoïques portant les organes des deux sexes. L'auteur de cette découverte a comparé ce phénomène à la parthénogénèse haploïde et a conclu à la notion d'identité générique complète des noyaux sexuels.

Ce n'est pas le cas pour les thalles monoïques issus de la germination de l'œuf d'espèces hétérothalliques. Dans ces der-

nières, la spécialisation sexuelle peut se faire avec plus ou moins de précocité : elle a lieu dans les sporanges, comme BLAKESLEE l'a démontré chez le *Phycomyces* (1906 a) ou dans le mycélium, comme l'a mis en évidence COUCHE (1926), chez le *Dityuchus*, une Saprolognée.

Ceci correspond à l'expérience de BURGEFF (1912) sur la myxochimère dans laquelle il a établi que la bisexualité des thalles monoïques d'espèces hétérothalliques consiste en ce que ces thalles renferment les noyaux des deux sexes. Mais chez les espèces homothalliques, le caractère uninucléaire des spores de certaines espèces, comme l'a démontré MOREAU (1913), fait croire à la non-spécialisation sexuelle de leurs noyaux ordinaires (1). Il est possible que, chez ces espèces, la polarisation des noyaux sexuels se fait seulement dans les gamétanges ou dans les jeunes zygospores, où siège fréquemment la mitose, et par suite presque toute l'étendue de la végétation est occupée par le stade bisexuel (2).

III. — RAPPORT ENTRE LES THALLES DE MÊME ESPÈCE OU D'ESPÈCES DIFFÉRENTES

La ligne des zygospores qui se produit au point de contact des mycéliums des sexes contraires est considérée exclusive-

(1) Le phénomène de même ordre a été observé récemment par HARDER (1926, 1927) chez *Coprinus sterquilinus*, un Basidiomycète homothallique. Cet auteur a démontré, à l'intérieur du thalle, le noyau de signe (+), ou de signe (→), pouvant se diviser et redonner un noyau affecté d'un signe différent du sien. De même chez une mousse monoïque, *Funaria hygrometrica*, les cellules de l'archégone ou de l'antheridie peuvent produire, d'après CORRENS (1920), un protonéma bisexuel. Ces données montrent également que la tendance sexuelle des noyaux ou des cellules est mixte chez les plantes monoïques.

(2) Par une analyse de l'Année biologique (3^e sér., III, p. 215, 1928), nous avons eu connaissance d'une note de M. NIELSON sur deux Mucorinées homothalliques : *Sporodinia grandis* et *Absidia spinosa*. Cet auteur voit que, dans ces espèces, une différenciation sexuelle existe également et se remarque principalement dans le mycélium. Nous n'avons pas étudié, à ce point de vue, l'*Absidia spinosa* dans laquelle l'abondance des spores ne permet pas d'isoler, sans infection, les organes sexuels et de voir le développement de ces derniers. Mais chez le *Sporodinia grandis*, nous n'avons jamais pu obtenir de thalle unisexual à partir du mycélium ou du suspenseur détaché, qui se montre, par régénération, toujours bisexuel.

ment comme caractéristique pour les espèces hétérothalliques, tandis que la ligne des réactions sexuelles, sans fournir de zygospores, se fait entre les deux sexes d'espèces différentes.

Ces lignes peuvent être réalisées par une simple action du contact sans signification sexuelle.

A. — Lignes de zygospores.

WISNIEWSKI (1909), chez le *Zygorhynchus Møelleri*, NAMYS-LOWSKI (1910) chez le *Z. Vuilleminii*, puis MOREAU (1912 *b*) chez le *Z. Dangeardi*, ont observé que la ligne des zygospores se forme, dans leurs cultures, à la limite du contact des thalles provenant des foyers d'inoculation différents et ont conclu à une sorte d'accumulation mécanique offrant l'apparence de la réaction sexuelle.

En effet, le même phénomène se laisse observer non seulement entre les mycéliums du même *Zygorhynchus*, mais aussi entre les deux espèces de *Zygorhynchus* ou encore entre lui et un autre champignon inférieur cultivés dans des milieux convenables (par exemple, nous avons vu ces lignes se former lorsque le *Zygorhynchus* rencontre le *Mucor Ramannianus*, le *M. spinosus*). Ceci s'explique aisément par l'arrêt du développement dans l'extension du mycélium. Car, dans une colonie de *Zygorhynchus*, le pourtour forme, comme on sait, une zone d'abord stérile où s'élèvent plus tard les filaments zygosporifères. A la rencontre d'un obstacle, l'extrémité du mycélium rampant se dresse en l'air où les branches aériennes portent les zygospores alors que le mycélium qui se trouve dans la zone un peu éloignée de la ligne du contact reste encore à l'état stérile. C'est pourquoi la ligne ainsi formée est souvent éphémère et disparaîtra, lorsque le milieu nutritif est favorable, sans laisser de trace dans la colonie des zygospores d'une culture âgée.

Il est à remarquer que, même dans une telle ligne, les zygospores prennent naissance généralement sur les branches du même filament. Ce n'est pas le cas du *Mucor genevensis* ou de l'*Absidia spinosa* dont les mycéliums hermaphrodites prove-

nant des foyers différents réagissent entre eux très facilement. Mais la ligne de zygospores ne se forme pratiquement pas chez ces dernières espèces où la conjugaison des deux thalles sexuels se fait moins précocement.

B. — Lignes de réactions.

Comme pour la ligne des zygospores, les réactions de contact entre les espèces différentes, sans relation avec les sexes, ressemblent aussi aux réactions sexuelles. Citons quelques exemples :

1° Entre le *Mucor hiemalis* et l'*Absidia cylindrospora*.

En essayant la réaction sexuelle entre ces deux Mucorinées, nous avons remarqué que les lignes blanchâtres se forment à la rencontre des thalles, non seulement de sexes différents, mais aussi du même sexe d'espèces différentes.

Alors que le *Mucor* et l'*Absidia* forment réciproquement les progamètes et les gamétanges à leur contact lorsqu'ils appartiennent à des sexes différents, leurs thalles de même sexe réagissent autrement. Celui de l'*Absidia*, (+) ou (—), forme, par l'arrêt de croissance de la partie terminale, des filaments très irréguliers, enroulés et flexueux, en forme de bourrelets ou de nodules, enserrant et étouffant les tubes sporangifères du *Mucor hiemalis* (souche 87), qui présente, sous cette action, des ramifications courtes et serrées. Les filaments denses et enchevêtrés des deux espèces forment ainsi une ligne très caractéristique. Ce phénomène rappelle celui que REINHARDT (1892) a observé dans ses cultures de *Pezizes* envahies par le *Mucor* ou le *Trichothecium* ; la *Pezize* se comporte à l'égard de ces champignons étrangers, comme l'*Absidia cylindrospora* à l'égard du *Mucor hiemalis*, donnant un aspect de l'action parasitaire.

2° Entre le *Mucor Mucedo* et le *Phycomyces nitens*.

On observe ici également deux sortes de réactions : l'une, nettement sexuelle, que nous verrons plus loin, se réalisant

généralement dans les milieux nutritifs concentrés ; l'autre, résultant d'une simple réaction de contact, ressemblant à la première macroscopiquement.

Cette deuxième catégorie de réaction, dont nous parlons ici, ne s'observe pas, comme la réaction sexuelle, dans tous les milieux de culture. Car, dans le liquide solidifié (agar 2 p. 100) de RAULIN neutre, par exemple, le mycélium du *Mucor Mucedo* s'arrête souvent avant d'arriver en contact avec celui du *Phycomyces nitens*, en formant des rameaux serrés et boursofflés ; tandis que le mycélium de ce dernier avance continuellement et détermine, de nouveau, l'apparition des rameaux irréguliers chez le *Mucor Mucedo*. On ne voit pas ici la ligne de réaction.

Mais, lorsqu'elles sont cultivées sur le pain agarisé, ces deux espèces réagissent entre elles en donnant une large bande caractéristique, se distinguant des réactions sexuelles seulement par l'absence de la formation des progamètes ou des gamétanges. Nous avons observé ce phénomène entre le *Mucor Mucedo* (+) ou (—) avec le *Phycomyces nitens* (+), et exceptionnellement entre le thalle (+) de première espèce et le thalle (—) de la dernière, mais jamais entre les thalles (—) de ces deux espèces. Il nous paraît que, d'après les cultures que nous avons répétées, notre thalle (—) du *Phycomyces* est presque incapable de manifester une telle réaction (1).

La ligne en question se présente sous l'aspect d'une bande plus ou moins large, constituée par des filaments enchevêtrés dont l'ensemble forme un tapis blanchâtre, saillant au-dessus du substratum. Le mycélium du *Phycomyces* enserre la base du filament du *Mucor* qui subit ainsi une déformation très singulière.

La réaction débute par la formation d'une petite protubérance sur le flanc du mycélium du *Mucor* au point du contact d'un filament du *Phycomyces*. La protubérance du *Mucor* se transforme bientôt en un rameau qui, sous l'influence de thalle étranger, s'allonge et se cloisonne souvent à la base ; sur lui

(1) Cette série de réaction a été décrite par Blakeslee (1904) comme la réaction sexuelle imparfaite dont on trouvera plus loin la véritable modalité entre ces deux Mucorinées et qui apparaît seulement entre les hyphes des sexes différents.

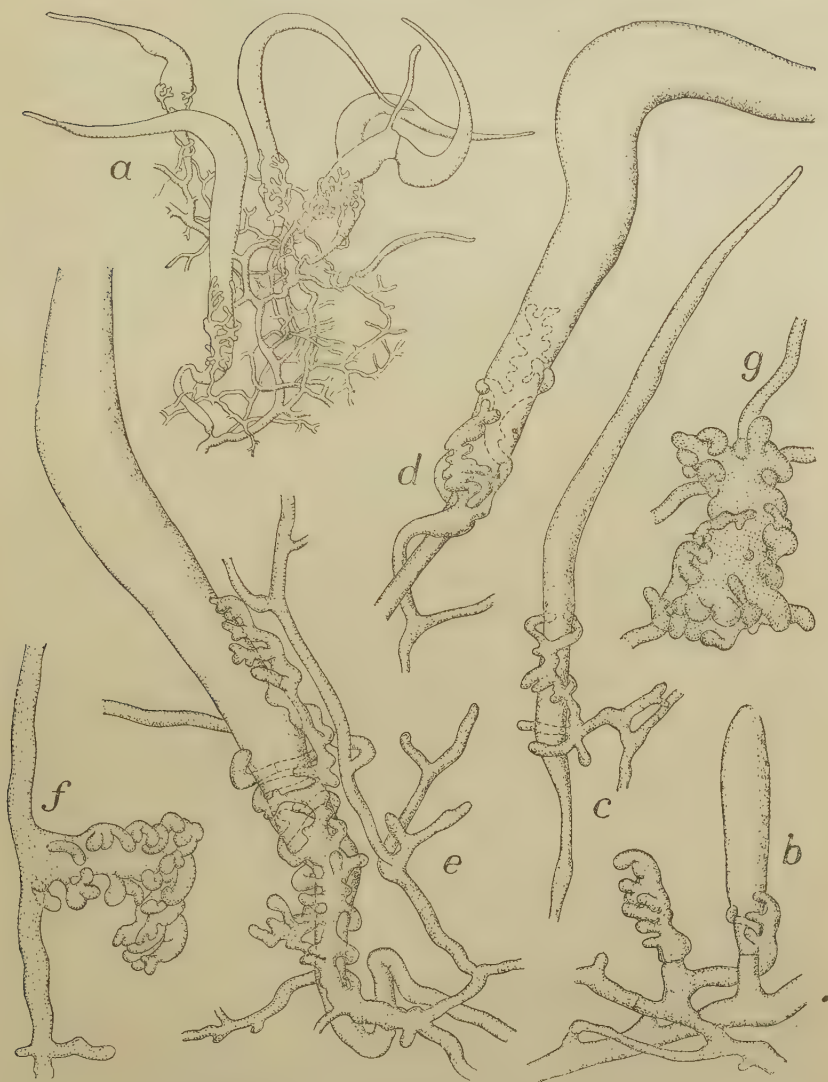


Fig. 6. — Réaction de contact entre *Phycomyces nitens* et *Mucor Mucedo*.
 a, aspect général de la réaction entre les thalles (+) de ces deux espèces (gross. 80).

b, le début de la réaction; c, d, e, les différents stades de la réaction;
 f, une branche de filaments digités de *Phycomyces*, détachée du filament de *Mucor* (gross. 240).

g, début de la conjugaison normale entre les deux thalles sexuels de *Phycomyces nitens* (gross. 240).

vient s'appliquer le mycélium du *Phycomyces*, ce dernier se développe rapidement en prenant une forme digitée. Séparés ou non par une cloison du reste du thalle, ces rameaux digités se ramifient à leur tour abondamment et étouffent le développement du filament de *Mucor* qui se trouve ainsi prisonnier. Tout en s'allongeant, le filament du *Mucor* prend une position courbée, sinueuse, ou, retombant, se termine par un sommet étroit et presque aigu, et se dirige dans tous les sens. Il se distingue, en outre, des filaments ordinaires par sa taille réduite et par l'absence de caractère phototropique. Au stade ultérieur, les rameaux digités du *Phycomyces* se flétrissent, tandis que les filaments particuliers du *Mucor* se fanent chez les uns, continuent à s'allonger chez les autres, lorsqu'ils échappent à l'action nuisible du thalle étranger, jusqu'à l'édification de sporanges aux dimensions réduites (fig. 6, *a* à *f*).

En outre de ces formations plus fréquentes, nous avons observé également les filaments prisonniers du *Mucor* qui se terminent en massues ou bourgeonnent plus ou moins irrégulièrement.

Malgré la digitation des rameaux du *Phycomyces* rappelant le début de la formation normale des zygospores de cette espèce (fig. 6, *g*), la réaction que nous venons de mettre en évidence résulte, sans doute, d'un simple contact des deux organismes vivants, qui exercent l'un sur l'autre une influence mutuelle. Ces phénomènes de haptomorphogénèse, n'ayant aucune signification sexuelle, sont comparables aux réactions parasitaires qui, comme l'ont démontré SATINA et BLAKESLEE (1926 *b*) chez le *Parasitella simplex*, se manifestent quelquefois d'une façon analogue vis-à-vis de l'un ou de l'autre des deux sexes d'espèces parasitées.

C. — Antagonisme et affinité sexuels.

En outre des phénomènes que nous venons d'étudier et qui sont sans relation avec la sexualité, nous avons constaté que, chez les Mucorinées hétérothalliques, une différence dans les rapports entre les thalles de même sexe ou de sexes différents,

consistant en la manière dont se développent les mycéliums nutritifs.

Si les deux colonies sont de même sexe, il y a, de part et d'autre, arrêt de croissance sur la ligne du contact, où le mycélium se trouve raréfié ; tandis que les colonies de sexes différents ont, dans leur rencontre, des mycéliums enchevêtrés qui se mélangent et se pénètrent mutuellement, de sorte qu'il ne reste bientôt plus de trace de leur connexion première.

Ces différences s'observent aisément chez le *Phycomyces nitens* lorsque cette espèce est cultivée dans un milieu relativement peu nutritif, le glucose (2 p. 100) agarisé par exemple. Dans la rencontre des sexes différents, les mycéliums continuent à s'allonger et à s'entrecroiser profondément. Leurs rameaux restent fins et réguliers, donnant naissance çà et là aux gamétophores (fig. 7, *a* et *g*). Il n'en est plus de même dans la rencontre des thalles du même sexe où les différentes colonies, cultivées dans le même milieu, n'arrivent pas à entrer en contact, mais laissent dans la zone mitoyenne un espace vide, large de 1 à 1,5 millimètres, suivant les conditions du milieu nutritif. Il se forme ainsi, entre deux colonies, un sillon net que l'on voit facilement dans les milieux transparents. Le développement des mycéliums se continue. Mais, ne pouvant dépasser la zone mitoyenne stérile, ces mycéliums augmentent leur épaisseur ou se ramifient abondamment, et concentrent leur vitalité surtout dans leur partie terminale, où prennent naissance de part et d'autre de la zone mitoyenne 2 rangées de sporangiophores (fig. 7, *b* à *f*).

Ce phénomène est comparable à ce qu'on voit fréquemment dans les cultures mal soignées, le développement du *Mucor* s'arrête à quelques distances avant d'arriver en contact, par exemple, avec un *Penicillium*. On peut donc supposer que le mycélium du *Phycomyces* secrète une substance chimique qui, diffusant dans le milieu nutritif, empêche l'avancement du thalle de la colonie différente. Mais une telle réaction qui existe seulement entre les thalles de même sexe, n'a pas été rencontrée entre les thalles des sexes différents. Doit-on conclure de là l'antagonisme des thalles de même signe et l'affinité des sexes différents ?

Un phénomène du même ordre a été signalé par VANDENDRIES (1923) chez les Basidiomycètes, entre les thalles monospermes de la même espèce. Les colonies des thalles sexuellement opposés se fusionnent entre elles intimement, tandis que celles

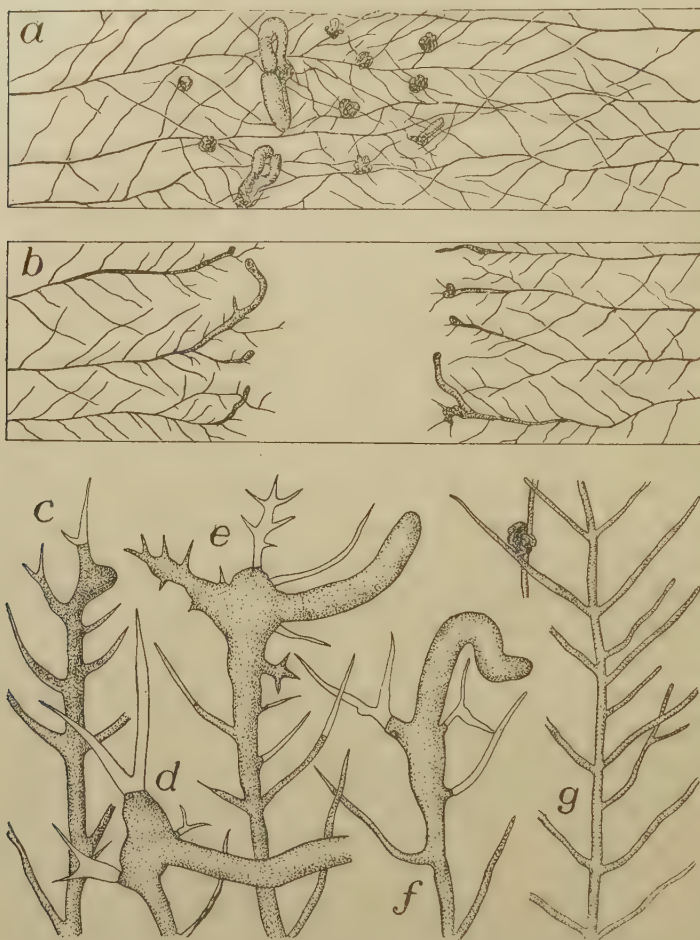


Fig. 7. — *Phycomyces nitens* : la rencontre des mycéliums du même sexe et des sexes différents.

a, g, entrecroisement de mycélium des sexes contraires.

b, c, d, e, f, arrêt d'extension des mycéliums du même sexe, leur extrémité se gonfle et s'élève en donnant les sporangiophores.

Grossissement : *a* et *b*, 26 fois ; *c* à *f*, 70 fois.

qui sont du même sexe cessent de pousser dans la direction de rencontre. L'auteur fait aussi allusion à l'affinité et à l'antagonisme sexuels.

En somme, il est possible que les thalles des signes contraires exercent entre eux une influence physicochimique spéciale.

Les rapports entre des thalles de même espèce ou d'espèces différentes peuvent se présenter sous des aspects divers, en relation ou non avec les phénomènes sexuels. Ces constatations préliminaires vont nous guider dans les recherches exposées dans les prochains chapitres.

CHAPITRE II

REPRODUCTION SEXUELLE ET PARTHÉNOGÉNÉTIQUE

La sexualité, au sens classique du mot, n'est pas réalisée chez les Mucorinées par une différenciation visible extérieurement d'organe mâle et d'organe femelle, mais seulement par la réaction réciproque des deux rameaux qui, par leur union, aboutissent à la formation des zygospores. Cette modalité un peu particulière de reproduction, aperçue par EHRENBURG, puis précisée par TULASNE et vérifiée par SCHACHT et DE BARY, offre un grand intérêt qui nous est bien connu aujourd'hui grâce aux efforts successifs et louables de nombreux auteurs, tels que VAN TIEGHEM, BREFELD, VUILLEMIN, MOREAU, THAXTER, etc.

Malgré les études détaillées et complètes qui ont été faites, certains phénomènes, accidentels ou normaux, nous permettent encore de pousser plus loin nos connaissances sur ces organes reproducteurs, dont la physionomie particulière masque souvent, à nos regards, leur nature vraie ; de même pour le cas de reproduction parthénogénétique, les diverses opinions, très divergentes, n'expliquent pas encore l'origine de l'apparition des azygospores. C'est pourquoi, en cherchant à lier les uns aux autres les faits et les phénomènes qui semblent n'avoir entre eux aucune relation, nous croyons préférable de nous placer à un point de vue différent sur ces questions.

I. — LA REPRODUCTION BISEXUELLE

Il serait oiseux de faire encore aujourd'hui une étude d'ensemble, maintes fois exposée, sur la morphologie ou le développement des zygospores ; nous préférons entrer directement

dans l'étude de quelques phénomènes particuliers que nous avons observés et qui semblent présenter un intérêt général.

A. Anomalies de la reproduction sexuelle.

1. Développement anormal de l'organe sexuel.

L'organe sexuel qui comprend, d'abord, le progamète, puis le suspenseur et le gamétange, est susceptible de variations, non seulement d'ordre morphologique que nous négligeons ici volontairement, étant donné le polymorphisme bien connu selon les conditions externes, mais aussi d'ordre physiologique.

Malgré leur aspect et leur destination particuliers, le progamète et le suspenseur ne semblent pas être différenciés des filaments ordinaires ; ils se développent fréquemment en mycélium ou en sporangiophores.

ORBAN (1919) signale dans une de ses conclusions, qu'on voit fréquemment, dans les cultures homo-hétérothalliques de *Phycomyces nitens*, un des progamètes produisant les sporangiophores. Mais ce phénomène se rencontre aussi, chez la même espèce, dans les cultures de deux mycéliums hétérothalliques, (+) et (—). Il se réalise, non seulement chez les jeunes progamètes avant la différenciation des gamétanges (fig. 8, c), mais aussi chez les suspenseurs, qui peuvent porter, par prolifération ou lorsque les gamétanges ne s'abouchent pas, des filaments ordinaires sur lesquels s'édifient des sporangioles.

Il est plus intéressant de voir si, après l'apparition de la membrane tympanique, le gamétange se comporte différemment.

Citons quelques exemples : a) les deux thalles de l'*Absidia Orchidis*, à la rencontre de ceux de l'*A. cylindrica*, de sexes opposés, forment des gamétanges parfaitement constitués, qui développent très fréquemment des filaments sporangifères ; b) chez le *Phycomyces nitens*, les gamétanges, lorsqu'ils se trouvent gênés pour entrer en fusion, ce qui peut être aussi réalisé assez facilement en faisant écarter artificiellement leurs

suspenseurs arqués, peuvent bourgeonner des sporangiophores, qui, généralement grêles, atteignent parfois des dimensions normales, aussi bien chez l'un que l'autre des deux sexes (1) (fig. 8, *a* et *b*) ; *c*) de même pour les espèces homothalliques, comme nous l'avons démontré précédemment chez le *Dicranophora fulva*, le retour à l'état végétatif de l'organe sexuel n'est point un phénomène rare.

Contrairement à l'avis de de Bary qui admet que les gamétanges isolés ne germent pas, mais se transforment en azygos-

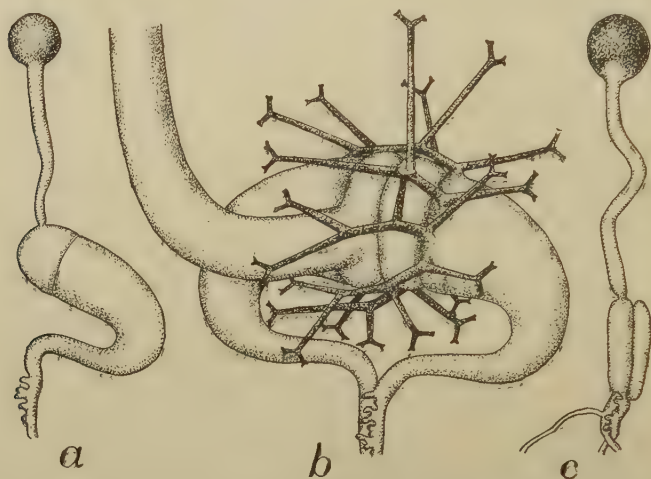


Fig. 8. — *Phycomyces nitens* : prolifération de progamètes (*c*) et de gamétanges (*a* et *b*) en donnant les sporangiophores (gross. 84).

pores, les différents faits, que nous avons signalés, démontrent que, chez les Mucorinées, les gamétanges, au lieu d'être des organes affamés, comme les organes reproducteurs d'autres végétaux, sont capables de se développer tout seuls, grâce, sans doute, à l'apport continu des substances nutritives à travers la membrane tympanique.

(1) A cause de l'enlacement des gamétophores des deux sexes à la base de la zygospore, il est toujours difficile de reconnaître les sexes des deux branches en copulation. Par la régénération du gamétange dépourvu de fulcre (fig. 8, *b*), régénération qui a fourni les sporanges (+), nous pouvons admettre que le gamète possédant les appendices les plus développés appartient au sexe (—) qui a en même temps un port plus élané.

Mais lorsque la communication des rameaux copulateurs a eu lieu, les jeunes zygospores, se flétrissent généralement si leur développement s'arrête, mais ne prolifèrent pas en filaments ordinaires. Ceci semble en relation avec leur structure intime, qui commence aussi à se différencier.

D'autre part, les parties accessoires protectrices, telles que les appendices circinées de l'*Absidia*, les épines dichotomes du *Phycomyces*, sont encore plus variables que les parties précédemment signalées. Ainsi chez l'*Absidia glauca*, les fulcres, portés soit par l'un des suspenseurs, soit par les deux à la fois, peuvent faire complètement défaut, surtout dans les conditions défavorables, les milieux à dose élevée de substances azotées par exemple, où nous avons vu de très nombreuses zygospores, assez bien construites, mais n'ayant aucune trace des fulcres (fig. 18, *g* et *f*).

Enfin, si les zygospores proviennent de la collaboration des deux gamétanges, la conjugaison des trois branches copulatrices appartenant aux deux sexes, n'est pas un phénomène absolument rare. Elle a été observée dans nos cultures d'*Absidia glauca*, *A. Orchidis*, *Mucor hiemalis*, tous hétérothalliques, et de *Mucor genevensis*, homothallique (fig. 18, *d* et *e*). Chez cette dernière espèce, il se fait même une communication cytoplasmique entre les trois gamétanges; mais nous n'avons pas obtenu des zygospores d'origine triple. D'ailleurs une telle formation chez les Mucorinées est peu intéressante à cause de la multiplicité des caryogamies sexuelles.

2. Développement anormal des zygospores.

La communication cytoplasmique des deux sexes ne se fait, d'une façon générale, qu'après la formation des deux gamétanges. La membrane tympanique isole ainsi la partie intimement sexuelle des filaments végétatifs (1). C'est ainsi que, lorsqu'un

(1) Certains cas exceptionnels ont été signalés. GROSSMAN (1914), n'ayant observé chez le *Zygorkynchus Mølleri* aucun gamétange, a décrit et figuré « a complete passage way » entre les branches copulatrices. GREEN (1927) a vu que la zygospore de même espèce, régulièrement séparée des suspenseurs, peut accidentellement communiquer à nouveau avec ceux-ci.

des progamètes est seulement cloisonné, le gamétange unique, qui se flétrit généralement, peut se développer en une azygospore ; tandis que l'autre, continu avec le filament végétatif, est voué à la stérilité. Ce fait, déjà signalé par VUILLEMIN (1903), comme exceptionnel chez le *Sporodinia grandis*, est couramment réalisé, comme nous le verrons plus loin, dans la formation des azygospores du *Mucor hiemalis*.

Dans le cas contraire, si la fusion des gamétanges a lieu avant que ces derniers soient complètement isolés du suspenseur, les zygospires ainsi formées évoluent d'une façon un peu particulière. Nous citons ici quelques cas qui sont d'ailleurs concordants.

Une souche de *Zygorhynchus Moelleri*, que nous avons isolée (1), présente souvent une anomalie dans la reproduction sexuelle, le mycélium aérien fournit, à côté des zygospires normales, d'autres individus de forme bizarre dont le nombre est au moins le quart du nombre total des zygospires (fig. 9, a à d).

Il s'agit des zygospires qui, au lieu de se localiser entre les tympanes qui les limitent ordinairement, s'étendent sur l'organe sexuel tout entier, sur les suspenseurs des deux sexes et quelquefois sur les tronçons de filament qui font suite aux suspenseurs.

Le déclenchement de l'anomalie peut se produire plus ou moins tôt. Souvent, le rudiment de progamètes vient seulement d'apparaître que leur membrane s'épaissit déjà sous forme d'une épispore. Cette couche charbonneuse s'étend rapidement sur son parcours jusqu'à ce qu'une cloison ultérieure vienne arrêter, plus ou moins tardivement, l'avancement de la membrane transformée. Les zygospires ainsi formées, continues à l'intérieur, comme on le voit à travers l'endospore transparente

Ces phénomènes rappellent le cas de *Sporodinia grandis*, signalé par LENDNER (1908), où la membrane tympanique fait parfois défaut. LÉGER (1897) mentionne également une perforation à travers cette membrane. Pour notre part, nous ne les avons pas vus. Le cloisonnement des branches copulatrices, progressant de la périphérie vers le centre, est, à l'ordinaire, complet avant le mélange protoplasmique des deux sexes.

(1) Terre, tourbière de la Barthe.

chez les individus âgés et décortiqués, peuvent réaliser les formes les plus diverses.

De même, exceptionnellement, chez le *Zygorhynchus macrocarpus*, les suspenseurs ou les tronçons de zygophores peuvent se revêtir d'une membrane sculptée, et sont continus intérieurement avec les zygospores qu'ils portent (fig. 9, e).

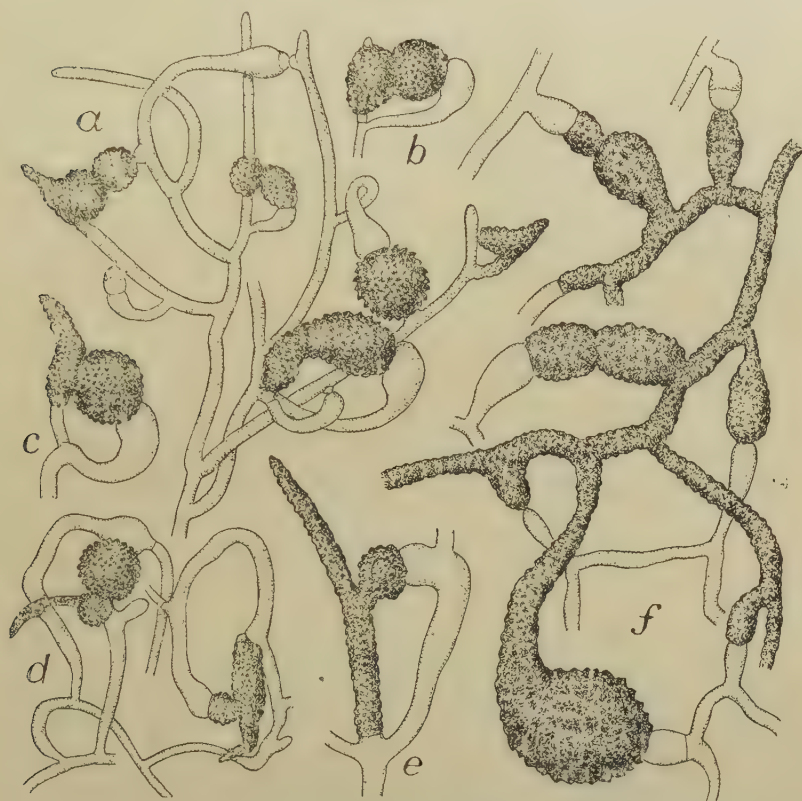


Fig. 9. — Développement anormal des zygospores (gross. 216).

a, b, c, d, gamétophores mâles ou femelles de *Zygorhynchus Møelleri* acquérant la structure de zygospores.

e, le même, chez *Z. macrocarpus*.

f, filament de l'un des deux sexes de *Mucor hiemalis* acquérant la structure de zygospores.

Chez les espèces hétérothalliques, on rencontre plus rarement ces phénomènes; une fois seulement nous les avons

observés chez le *Mucor hiemalis*, le thalle (+) probablement, grâce à un processus comparable à ce que nous venons d'écrire. On voit, de plus, la continuation de structure d'une zygospore avec une azygospore, c'est-à-dire que le filament ainsi modifié met en communication un organe résultant de la fusion de deux gamétanges et un autre provenant de la transformation d'un seul gamétange (fig. 9, f).

Ces anomalies de la reproduction sexuelle auraient pour double cause l'apparition précoce de l'épispore ou l'absence de la membrane tympanique. Elles rappellent d'ailleurs, à certains égards, les azygospores anormales que NAMYSLOWSKI (1910) a observées chez le *Zygorhynchus Vuilleminii*. La fréquence relative de ces phénomènes chez les espèces hétérogamiques et homothalliques nous permet-elle de croire, avec VUILLEMIN (1908), que l'hétérogamie est comme un acheminement vers la suppression de la sexualité ?

Peu importe, si l'on admet que, chez toutes les espèces, quelles qu'elles soient, le degré plus élevé de la sexualité devait se manifester par le mode régulier de la conjugaison, toute modification résultant des anomalies, dans le temps ou dans l'espace, marque le déclin de l'activité sexuelle.

B. Phénomènes du contact dans la reproduction sexuelle.

La reproduction sexuelle chez les Mucorinées débute, selon LENDNER (1910), BRESLAUER (1912) et MOREAU (1913), par un phénomène d'haptotactisme comparable à celui qui devance l'action parasitaire ; et par suite d'une analogie peut-être établie entre le produit sexuel et le produit parasitaire, tous deux ayant pour l'origine commune l'haptomorphose. Ces faits sont, d'ailleurs, remarquablement établis, depuis, par BURGEFF (1914, 1924) et SATINA et BLAKESLEE (1927) chez certaines Mucorinées parasites.

Récemment, VUILLEMIN (1928) généralise cette notion et l'étend au domaine entier de la sexualité, en disant aussi que la fécondation est précédée par une action de contact. Nous ne croyons pas, cependant, pouvoir partager l'avis de ce savant éminent lorsqu'il nie la signification sexuelle dans les réactions que l'on

désigne sous le nom d' « hybridation imparfaite ». Pour notre part, ces réactions ne sont pas seulement un simple tactisme. Elles doivent probablement être liées à la constitution chimique des deux hyphes de sexe opposé, lesquels semblent être différents à ce point de vue, comme on l'a démontré dans de nombreuses recherches récentes. Car si la réaction du contact peut exister entre les différents thalles sans rapport avec les sexes, elle est sans effet sur la formation des organes sexuels lorsqu'elle n'est pas accompagnée par une excitation sexuelle. C'est ainsi que, comme nous l'avons démontré précédemment, entre l'*Absidia cylindrospora* et le *Mucor hiemalis* ou entre le *Phycomyces nitens* et le *Mucor Mucedo*, l'action du contact des thalles, de même sexe ou des sexes différents, offre souvent un aspect étrange du parasitisme, mais la formation des gamétanges est rigoureusement réservée pour le contact des thalles sexuellement polarisés (1).

Avec cette seule réserve, nous admettons pleinement l'idée de VUILLEMIN sur le mécanisme de la fécondation. Les faits suivants renforcent encore la base théorique de cette remarquable opinion.

1° En dehors des Mucorinées parasites, on voit aussi, mais d'une façon exceptionnelle, l'analogie, au moins morphologiquement, de l'action sexuelle avec l'action parasitaire.

Pour illustrer cette manière de voir, citons quelques exemples :

Chez l'*Absidia glauca*, cultivé dans un milieu très humide, nous avons vu, à côté de nombreux gamétanges qui ne s'abou-

(1) Sans doute, on peut invoquer, comme dit M. VUILLEMIN, « une différence dynamique d'un autre ordre que la sexualité » pour expliquer les nombreux cas d' « imparfaite hybridation ». Mais si l'on admet, suivant BLAKESLEE (1920), que les espèces hermaphrodites peuvent avoir tendance au sexe (+) ou au sexe (—), il n'est pas étonnant de voir que les différents *Zygorhynchus* forment des zygosporos au contact soit du sexe (+), soit du sexe (—) de *Mucor* hétérothalliques; de même, si l'on faisait crédit à la potentialité de LENDNER (1909) et à l'hémihomothallisme de NAMYSŁOWSKI (1920), on expliquerait, sans grande difficulté, chez les *Absidia*, la conjugaison infructueuse des deux fulcres d'un même suspenseur ou l'enfoncement du gros gamétange dans le petit du même thalle unisexual, l'enfoncement qui, comme nous le verrons plus loin, est d'ailleurs fréquemment réalisé dans les réactions sexuelles.

chent pas, d'autres, qui poussent des filaments digités embrassant les branches copulatrices du sexe opposé. Ces dernières, sous l'action de l'étranglement, se flétrissent bientôt, tandis que les premiers restent turgescents, semblant s'alimenter osmotiquement (fig. 10, *b*).

Chez le *Mucor Mucedo*, les branches des deux sexes forment aussi accidentellement des rameaux qui embrassent chacun la

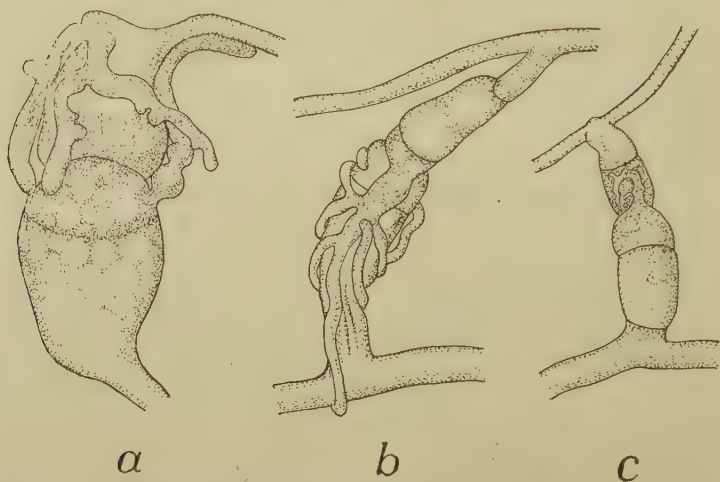


Fig. 10. — Conjugaison infructueuse des deux branches copulatrices (gross. 270).

a, *Mucor Mucedo*, un des gamétanges forme des filaments embrassant la branche du sexe opposé.

b, *Absidia glauca*, id.

c, *Mucor hiemalis*, un des gamétanges s'introduit dans l'autre par un prolongement succiforme.

branche du sexe opposé, offrant souvent l'aspect d'un auto-parasitisme mutuel (fig. 10, *a*).

Enfin, lorsque la fusion des gamétanges se trouve empêchée, un des gamétanges produit souvent un prolongement succiforme s'introduisant à l'intérieur de l'autre. Ce phénomène a été maintes fois constaté chez plusieurs espèces de Mucorinées (fig. 10, *c*).

2) Certains phénomènes, observés chez le *Phycomyces nitens*, dont nous donnons les détails ailleurs, nous montre

une concordance assez intéressante. On sait que, dans la reproduction sexuelle de cette espèce, la formation des gamétanges est précédée d'un entrecroisement des rameaux digités très caractéristiques, issus du contact accidentel des thalles des sexes contraires. Or ces rameaux apparaissent aussi bien dans les réactions sexuelles que dans l'action d'un simple contact. Ils déterminent la formation des gamétanges du *Mucor Mucedo* de sexe différent ; ils provoquent aussi, comme nous avons dit précédemment, la déformation du thalle de ce dernier s'il s'agit de sexe identique. De plus dans la disparition de la reproduction sexuelle, sur laquelle nous reviendrons plus loin, le thalle agame ne fournit aucune des réactions que nous venons de signaler, avec les thalles de même espèce ou d'espèce différente, de l'un ou de l'autre des deux sexes. La fécondation est donc ici la suite d'un phénomène banal de tactisme.

On voit que, dans tous les cas, le processus de la réaction sexuelle ressemble à celui de l'action parasitaire. Mais la formation de l'organe sexuel, résultant du même mécanisme, ne se réalise qu'entre les thalles de sexe opposé, appartenant à la même espèce ou à des espèces différentes et, par conséquent, un tel phénomène n'en a pas moins une signification sexuelle.

II. — LA REPRODUCTION PARTHÉNOGÉNÉTIQUE

L'histoire de l'azygospore est aussi ancienne que celle de la zygo-spore. Van TIEGHEM, BAINIER, etc., l'ont signalée chez de nombreux représentants des Mucorinées. Mais sauf les azygospores isolées qui sont, en réalité, très rares, la plupart des azygospores dites doubles ne sont que des vraies zygo-spores, morphologiquement modifiées par le revêtement précoce de l'épispore ou par la fusion tardive de gamétanges. Si l'on décortique la couche charbonneuse d'une telle azygospore, ce qui est facile à pratiquer chez les individus mûrs, on voit souvent qu'à travers l'endospore transparente, les deux compartiments communiquent entre eux par un passage parfois très étroit. C'est ainsi chez le *Sporodinia grandis* par exemple, les zygo-spores non complètement fusionnées prennent souvent un

aspect particulier et sont considérées à tort par de nombreux auteurs comme des azygospores (fig. 11). Cet exemple, qui démontre nettement l'existence de termes des passages entre les zygosporés et les azygospores, peut s'étendre à toutes les Mucorinées que nous avons étudiées. Il nous est donc nécessaire de limiter nos études aux vraies azygospores seulement.



Fig. 11. — *Sporodinia grandis* : passage entre les zygosporés et les azygospores (gross. 60).

a, b, c, d, zygosporés qui offrent de plus en plus l'aspect des azygospores.
e, g, azygospores authentiques.
f, coupe d'une zygosporé en forme d'azygospores doubles.

Les opinions sur les azygospores sont très diverses. Van TIEGHEM (1875) pense qu'une parthénogénèse se produit toutes les

fois que la différence sexuelle est assez faible pour pouvoir être compensée par l'appareil végétatif.

Plus tard, la notion de l'homothallisme et de l'hétérothallisme étant connue, l'opinion contraire prévalut : c'est chez les espèces monoïques et éminemment hétérogamiques que la reproduction parthénogénétique fut constatée le plus fréquemment ; c'est alors que VUILLEMIN (1908) émit l'opinion contraire que la présence des azygospores chez les Mucorinées hermaphrodites serait plutôt une tendance vers la suppression de la sexualité.

Mais les azygospores sont découvertes plus tard aussi fréquentes chez les espèces hétérothalliques. HAGEM (1908), suppose que le *Mucor silvaticus*, où les azygospores se sont trouvées nombreuses, est en train de perdre la fonction sexuelle. NAMYSŁOWSKI (1920), en allant plus loin encore, considère « la présence d'azygospores chez les espèces dioïques comme une inclinaison à l'homothallisme ».

Les divergences de ces opinions résultent probablement d'études encore imparfaites. Si les azygospores se présentent chez certaines espèces accusées d'affaiblissement de la reproduction sexuelle, elles ne sont pas moins fréquentes chez les autres, qui ont une vigueur sexuelle incontestable. Il serait donc téméraire d'avoir une opinion arrêtée et résolue sur cette question aujourd'hui encore ouverte.

A. Différentes modalités de la formation des azygospores.

Si les azygospores sont beaucoup plus rares que les zygo-spores, elles ne sont pas aussi fréquentes qu'on le croyait. Citons certains cas qui méritent une attention spéciale.

Chez les espèces homothalliques, la rencontre des azygospores isolées, surtout dans le genre *Zygorhynchus* a conduit à la création de l'hypothèse de la suppression unilatérale de la sexualité. Mais depuis, BLAKESLEE (1913 a) a signalé chez le *Zygorhynchus Møelleri*, l'existence d'azygospores doubles issues de la fusion incomplète qu'il considère comme un processus

possible de la transformation d'homothallie en hétérothallie (1925).

Nous avons observé le même phénomène chez plusieurs souches de *Zygorhynchus* (fig. 12, a à f) et surtout chez le

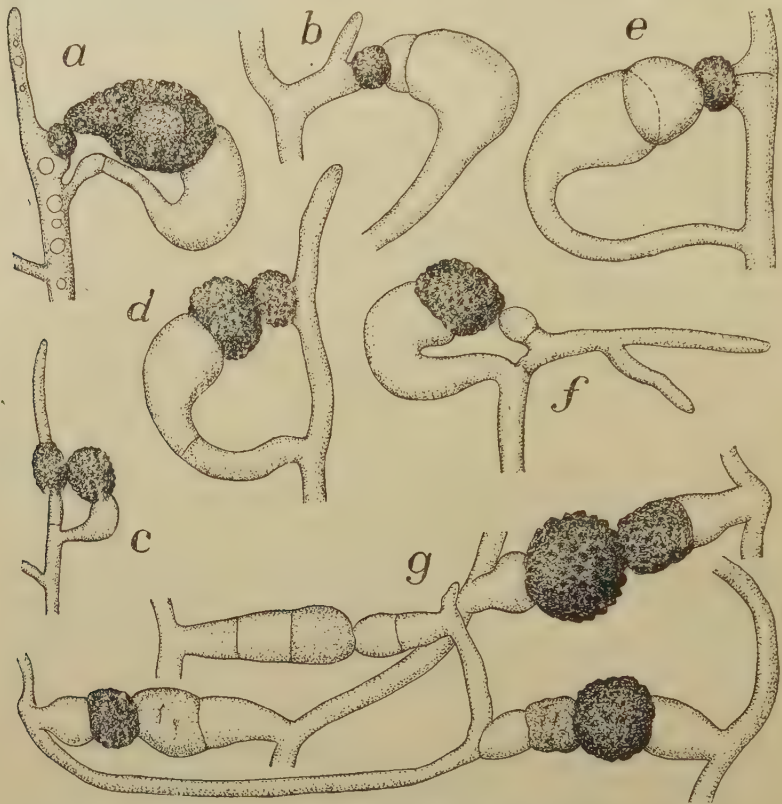


Fig. 12. — Formation des azygospores (gross. 270).

a, d, *Zygorhynchus macrocarpus* : azygospores doubles.

c, *Zygorhynchus Mælleri* : azygospores doubles.

b, e, f, *Zygorhynchus macrocarpus* : l'un ou l'autre des deux gamétanges se développe seul en azygospores.

g, *Mucor hiemalis* : à gauche, le gamétange du sexe (—) forme seul l'azygospore; à droite et en bas, celui du sexe (+) la forme seul. Ces azygospores sont portées par des filaments continus.

Z. macrocarpus où les azygospores isolées ne sont jamais rencontrées, celles qui prennent naissance sur les deux gamétanges sont par contre assez fréquentes; parfois un des gamétan-

ges arrive seul à la maturation et développe une azygospore unique, mais non isolée. Une telle azygospore peut se former, non seulement sur la branche du grand tympan, mais aussi sur la branche opposée à cette dernière et que l'on attribue généralement au sexe mâle (fig. 12, *b* et *e*). Cette sorte d'éphébogénèse suffirait à démontrer que les deux gamétophores de *Zygorhynchus*, hétérogames d'apparence, sont fonctionnellement équivalents et ont, ainsi, la même valeur biologique, tout comme chez les espèces isogamiques.



Fig. 13. — *Phycomyces nitens* : à gauche, le gamétange du côté à fulcres et à suspenseur plus développé forme seul l'azygospore ; à droite, le gamétange du sexe opposé à celui du précédent forme la plus développée des azygospores doubles (Ces figures représentent des azygospores exceptionnellement développées).

Chez le *Phycomyces nitens*, ORBAN (1919) a remarqué que les azygospores ne se forment jamais dans la rencontre de deux mycéliums hétérothalliques. En effet, on ne les voit, dans ces conditions, que d'une façon très rare ou exceptionnelle. Ces azygospores, lorsqu'elles se présentent, sont presque toujours doubles et inégales, conservant généralement la forme et la taille initiales des gamétanges. Si l'on suppose que les appendices dichotomes sont portées toujours par le même suspenseur (ou plus précoces et plus développées sur le suspenseur de même sexe), l'azygospore la plus vigoureuse ou la seule

développée entre les deux peut appartenir à l'un ou à l'autre sexe (fig. 13). De même chez le *Mucor hiemalis*, nous avons constaté, dans la conjugaison des deux souches différentes (145 et 28), des azygospores doubles et inégalement développées, dont la plus grande se forme soit sur le suspenseur d'un sexe, soit sur le suspenseur de l'autre, des mêmes thalles continus; c'est-à-dire que, dans un cas, le gamétange du sexe (+), reconnaissable par son suspenseur plus gros et plus riche en carotène se flétrit ou reste transparent, tandis que le gamétange du sexe (—) développe seul une azygospore, dans l'autre cas, c'est le contraire qui se produit (fig. 12, g). Ces phénomènes démontrent nettement que le dimorphisme gamoïde n'est pas lié à la distinction des sexes et que la variation individuelle des gamétanges appartenant au même thalle est possible.

La formation des azygospores accompagne souvent un affaiblissement général de l'organe sexuel. Le cas des *Absidia* est le plus démonstratif. Chez l'*A. glauca*, par exemple, les fulcres circinés sont souvent entièrement absents chez les azygospores. D'ailleurs on peut remarquer fréquemment des azygospores qui ont presque toujours une taille diminuée et un aspect chétif.

B. Conditions de la formation des Azygospores.

On a constaté assez souvent qu'il existe dans la nature des races ou des espèces se reproduisant plus ou moins facilement par la voie parthénogénétique et que les azygospores sont généralement obtenues grâce au hasard. Néanmoins, il n'est pas impossible d'indiquer certaines conditions dans lesquelles ces organes reproducteurs se rencontrent plus fréquemment.

De Barý a indiqué un moyen de se procurer les azygospores en soumettant les cultures à l'effet de la dessiccation et d'une pression atmosphérique réduite. Cultivées dans les conditions peu favorables, certaines espèces donnent, en effet, plus facilement des azygospores que dans les cultures ordinaires. C'est par ces méthodes que nous avons obtenu de nombreuses azygospores de l'*Absidia glauca* (asparagine à 5 p. 100), du *Zygorhynchus macrocarpus* (glucose à 30 p. 100), du *Sporodinia grandis* (peptone : 5-8 p. 100). Chez cette dernière espèce, nous avons

isolé, dans les cultures répétées à dose élevée de peptone, une souche qui donne pendant longtemps de nombreuses azygospores dans les autres milieux usuels et dont le nombre est égal au moins au tiers du nombre total des zygospores.

BLAKESLEE et ses collaborateurs ont observé des azygospores de *Zygorhynchus*, de l'*Absidia spinosa* en faisant réagir ces espèces avec les autres Mucorinées. C'est par le même procédé que nous avons rencontré quelques médiocres azygospores de l'*Absidia cylindrospora* lorsque cette espèce est mise en contact avec les sexes opposés de l'*Absidia glauca* et, plus rarement encore, du *Mucor hiemalis* (souche 87).

En effet, les réactions sexuelles imparfaites, sinon entre les espèces, mais entre les différentes races de même espèce, sont une des voies les plus sûres, croyons-nous, pour contraindre les Mucorinées à se reproduire parthénogénétiquement. Entre les différentes souches du *Mucor hiemalis*, isolées séparément, la fécondation plus ou moins facile conduit à des résultats très divers. Il existe ainsi des races qui nous sont connues par tâtonnement, comme nous le verrons plus loin, et qui donnent, plus facilement et presque à volonté, de nombreuses azygospores. Ces dernières, doubles ou simples, sont mélangées, soit avec les zygospores en quantité plus ou moins grande, soit avec de nombreux débuts de copulation inachevée.

Les azygospores isolées, au moins chez les espèces hétérothalliques, résultent également d'une réaction sexuelle. Entre les deux souches du *Mucor hiemalis* (27 et 62), nous avons vu que l'un des thalles ne donne que des progamètes peu différenciés pour la plupart, souvent constitués par une simple proéminence papilliforme sur le flanc du thalle, tandis que l'autre thalle forme des azygospores qui se détachent de leurs congénères par une traction modérée et paraît sans rapport avec le thalle du sexe opposé, quoique on voie les deux branches se toucher si on les examine à l'aide d'un binoculaire. Il semble que même pour la formation des azygospores isolées, le développement de cet organe nécessite aussi, tout comme chez les azygospores doubles, la stimulation continue, la présence et le contact permanents des deux éléments sexuellement opposés.

*
* *

Dans toutes ces conditions, où certaines espèces des Mucorinées ont fourni les azygospores, nous voyons, à l'ordinaire, une série de gradations continues exister entre ces dernières et les zygosporos. Si la fusion des deux gamétanges devient tardive et impossible ou si l'édification de la couche charbonneuse se fait prématurément, les gamétanges, de l'un ou des deux sexes, se transforment en azygospores.

On peut imaginer que certaines conditions externes aient pu provoquer la reproduction parthénogénétique, telles que l'écartement accidentel ou l'arrêt momentané du développement des branches copulatrices. Or ces facteurs extérieurs ne peuvent avoir généralement d'autre conséquence que de déterminer le flétrissement de l'organe reproducteur (1).

Les observations sur le *Mucor hiemalis* qui, comme nous l'avons dit, fournit des azygospores presque à volonté, par la rencontre de certaines races différentes, indiquent, semble-t-il, une cause fondamentale de la reproduction parthénogénétique. Car lorsque les deux thalles se trouvent dans une différence quelconque d'ordre physiologique, la fécondité serait moins assurée et par suite conduirait plus facilement à la formation des azygospores. Les expériences suivantes semblent renforcer cette manière de voir.

Elles consistent à cultiver les thalles des deux sexes séparément sur deux milieux différents dont l'un favorise la formation

(1) Il est relativement facile de détruire, chez le *Phycomyces nitens*, l'un des progamètes sans léser l'autre ou de faire écarter les deux branches arquées, qui reposent sur un substratum résistant, avec une aiguille stérilisée en opérant sous le binoculaire; de même on peut faire arrêter momentanément le développement des gamétanges par l'action du chloroforme dans les conditions déterminées (par exemple, pour le *Mucor Mucedo*, à la température de 25 à 30°, pendant moins de 40 minutes, limite où l'action de chloroforme tue définitivement les gamétanges). Mais ces procédés ne nous ont pas permis, sauf exception, d'obtenir des azygospores. — Nous avons eu tardivement connaissance des travaux de M. ORBAN (1919) qui a fait la même constatation chez le *Phycomyces* et que nous confirmons pleinement lorsqu'il écrit, dans une de ses conclusions, que les azygospores ne se forment que « wenn die beiden Anteile der Kopulationsfigur am Leben und dauernd in Berührung bleiben ».

des zygospores et le développement du champignon et dont l'autre est défavorable aux mêmes phénomènes et à observer le résultat de leur conjugaison.

Une série de cultures a été disposée de la façon suivante :

Pour les Mucorinées qui forment les zygospores sur les filaments aériens, nous avons employé l'urée (2 à 3 p. 100 avec 5 p. 100 de gélatine) et le pain agarisé comme respectivement le milieu défavorable et le milieu favorable. Ces milieux ont été mis séparément dans des récipients découverts, renfermés deux à deux dans une boîte de PÉTRI, récipients dont chacun reçoit un mycélium du sexe différent d'une Mucorinée hétérothallique ; les deux mycéliums, (+) et (—), subissent ainsi une nutrition différente. Pour les espèces qui forment les zygospores au voisinage du substratum, ces récipients sont remplacés par deux plaques de verre porte-objets dont chacun supporte un de ces deux milieux nutritifs. Ces deux plaques, d'abord maintenues séparées dans la même boîte de PÉTRIS sont mises presque en contact lorsque les mycéliums qui s'y développent atteignent leur bordure.

Chez l'*Absidia glauca*, ainsi cultivé, les thalles des deux sexes, qui ne fournissent pas de zygospores en se développant tous deux sur l'urée, les donnent maintenant, quoiqu'en nombre plus restreint, et les conduisent parfois jusqu'à complète maturité. On voit ainsi que, lorsque le thalle de l'un ou de l'autre des deux sexes manque de nutrition carbonée, il suffit que le thalle du sexe opposé au sien en soit pourvu pour que la reproduction sexuelle poursuive son évolution normale (1).

Mais dans la plupart des cas, les deux rameaux reproducteurs, alors très disproportionnés, se rejoignent et n'entrent pas en communication. D'autres fois, l'unique gamétange se forme sur les rameaux portés par le thalle le mieux nourri,

(1) Au cours de l'impression de cette note, nous avons eu connaissance d'un important travail de W. H. SCHOPFER, sur la biochimie comparée du sexe chez les Champignons (*Bull. Soc. Bot. Genève*, 2^e sér., vol. XX, p. 149-306, 1928). Par une technique toute différente de la nôtre, cet auteur démontre que, chez le *Mucor hiemalis*, la nutrition différente des deux sexes conduit aussi à la formation des zygospores, mais en quantité plus faible. Nos observations ont fourni ainsi la même conclusion,

tandis que le rameau du côté opposé reste non cloisonné ; et quelquefois ce gamétange unique se transforme en azygospore. En somme, la fusion des gamétanges se trouve empêchée dans ces conditions, et par suite une série de phénomènes peu ordinaires est provoquée grâce à la persistance de la membrane mitoyenne : ainsi, le gamétange le plus vigoureux donne des excroissances de formes diverses, ou bien il s'enfonce par un

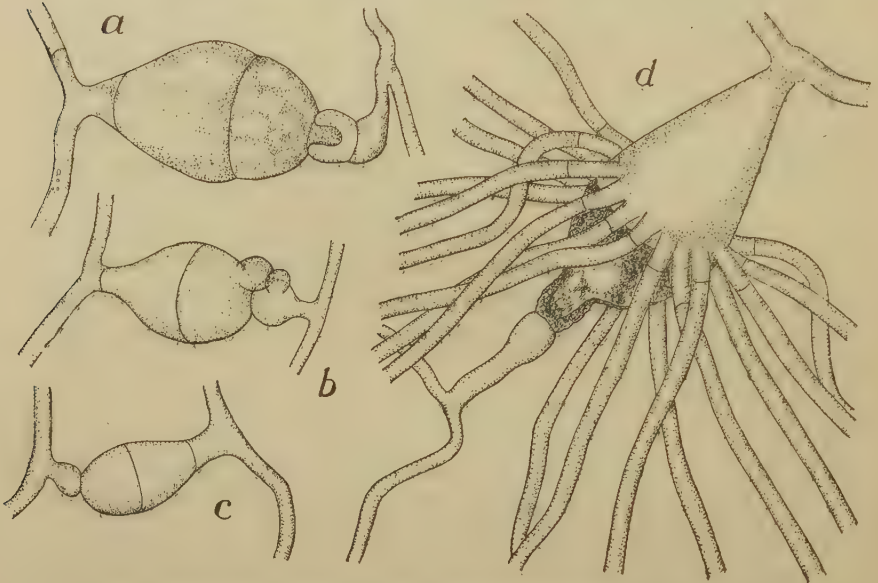


Fig. 14. — *Absidia glauca* : développement inégal des deux branches copulatrices (gross. 240).

a, d, l'un des gamétanges, le plus vigoureux, s'introduisant dans l'autre.
b, les deux progamètes réagissant de nouveau.

c, formation unilatérale du gamétange.

d, développement exagéré des fulcres sur l'un des suspenseurs, le plus vigoureux.

prolongement dans le gamétange du sexe opposé dont il occupe parfois la cavité presque toute entière, ou encore il provoque une nouvelle réaction sexuelle greffée sur les gamétanges primitifs (fig. 14).

Chez le *Mucor Mucedo* qui ne donne dans nos cultures presque pas d'azygospores, la culture de même disposition nous a fourni quelques-unes de ces dernières à côté des zygosporés, et

souvent les deux branches sexuelles n'entrent pas en fusion. Pour les autres espèces hétérothalliques, les résultats obtenus sont sensiblement comparables.

En somme, lorsque les deux thalles d'une Mucorinée hétérothallique se sont rendus différents dans l'allure ou dans la vitesse de développement par une nutrition inégale, la fécondité des éléments sexuels devient moins assurée et moins spontanée qu'entre les thalles des deux sexes, maintenus dans les mêmes conditions culturales, ce qui donne, nécessairement, une possibilité plus grande de la formation des azygospores. Ce serait un phénomène comparable à ce qui se trouve naturellement entre les différentes races du *Mucor hiematis* dont les combinaisons conduisent plus facilement à l'obtention des azygospores.

Les expériences précédentes montrent que la production d'azygospores entre deux mycéliums hétérothalliques n'est pas nécessairement la traduction d'une diminution de la vigueur sexuelle des thalles qui les forment, mais, liée étroitement aux conditions de milieu, elle reflète une différence physiologique entre ces thalles en rapport avec les milieux qui les nourrissent.

L'apparition d'azygospores chez les espèces hétérothalliques cultivées dans les conditions ordinaires marque donc une diminution de l'affinité sexuelle entre les deux thalles dont les différences physiologiques se trouvent dans un écart assez sensible pour empêcher l'évolution normale des zygosporos.

Elle indique aussi une telle différence physiologique entre les deux branches copulatrices chez les espèces homothalliques qui fournissent les azygospores. Elle marque, ainsi, dans une certaine mesure, un affaiblissement de la reproduction sexuelle. Et c'est pour la même raison que certains milieux défavorables, qui causent cet affaiblissement, provoquent plus facilement la formation des azygospores.

La parthénogénèse chez les Mucorinées est donc un phénomène accidentel sans signification importante. Elle n'est pas nécessairement liée à la perte de fonction sexuelle ou à la tendance de l'hétérothallisme vers l'homothallisme, ou inversement, comme on le croyait ordinairement.

CHAPITRE III

RÉACTIONS SEXUELLES

Lorsque les thalles des deux sexes d'espèces différentes se rencontrent, il se forme entre eux, comme on le sait, non pas de vraies zygospores, mais le début d'une copulation dont les éléments sexuels avortent au cours de leur développement. Ces faits, établis pour la première fois par BLAKESLEE (1904), sont connus sous le nom d'« imperfect hybridization ».

BLAKESLEE semblait nier qu'une pareille réaction puisse conduire à la formation de vraies zygospores (1915, 1920), phénomène que SAITO et NAGUANISHI (1915) croyaient observer entre les différents *Mucor*. Il explique cette production de vraies zygospores par le fait que les thalles des deux sexes entrant en copulation appartiendraient à la même espèce dans laquelle les différences morphologiques des sexes seraient très accentuées (1920).

La réaction imparfaite qui a lieu entre les thalles d'espèces différentes peut se manifester de façon très diverse; mais très rarement les gamétanges ainsi formés développent des azygospores. Ces azygospores, ressemblant en apparence aux petites zygospores, seraient probablement confondues, selon BLAKESLEE, avec ces dernières par la plupart des auteurs.

Sauf les cas observés par BURGEFF (1915, 1925) chez le *Phycomyces* et ses mutantes, la plupart des prétendus vrais hybrides devraient être considérés comme douteux. L'opinion actuelle est que les zygospores se forment seulement au sein d'une même espèce et que les « hybrides imparfaits » se trouvent toutes les fois dans la rencontre d'espèces différentes.

C'est ainsi que HAGEM (1910) considéra cette réaction infructueuse comme un critérium dans la définition des espèces. BLA-

KESLEE et CARTELEDGE (1927), exprimaient récemment encore que « it is most convenient at least to consider races which form zygospores as belonging to the same species ».

Ne nous hâtons pas, toutefois, de fonder une telle distinction dans la réaction entre les thalles de même espèce ou d'espèces différentes.

Si, comme les auteurs américains, nous n'avons pas vu, non plus, les vrais hybrides, nous ne partageons pas, dans le présent chapitre, l'avis des savants qui croient que le phénomène dit « hybridation imparfaite » se fait exclusivement lors de la rencontre des thalles d'espèces différentes.

I. — RÉACTIONS SEXUELLES ENTRE DES ESPÈCES DIFFÉRENTES

Les réactions sexuelles, entre les espèces homothalliques et les espèces hétérothalliques ou entre ces dernières, sont souvent capricieuses et très variables suivant les milieux. Nos résultats ne furent pas toujours heureux en répétant les essais sur les mêmes espèces qui avaient donné satisfaction aux auteurs antérieurs. Il faut donc admettre que les réactions varient suivant l'état physiologique des thalles congénères et que tout phénomène décrit à ce sujet n'est vrai que pour des races déterminées de chaque espèce.

D'autre part, suivant la vigueur différente des deux thalles qui se touchent, la réaction sexuelle se fait de façon très diverse : elle détermine, non seulement la différenciation des progamètes ou des gamétanges, mais aussi des modifications plus ou moins importantes d'ordre morphologique sur lesquelles nous allons nous arrêter.

A. Réaction interspécifique entre un thalle monoïque et un thalle dioïque.

Toutes nos différentes souches du *Zygorhynchus* sont inactives vis-à-vis des thalles étrangers, malgré l'emploi de certains milieux indiqués par BLAKESLEE et ses collaborateurs (1921,

1927). Il semble que les espèces homothalliques, dans lesquelles l'autofécondation est habituelle, sont moins aptes à se croiser avec les thalles étrangers. Les quelques cas suivants, les

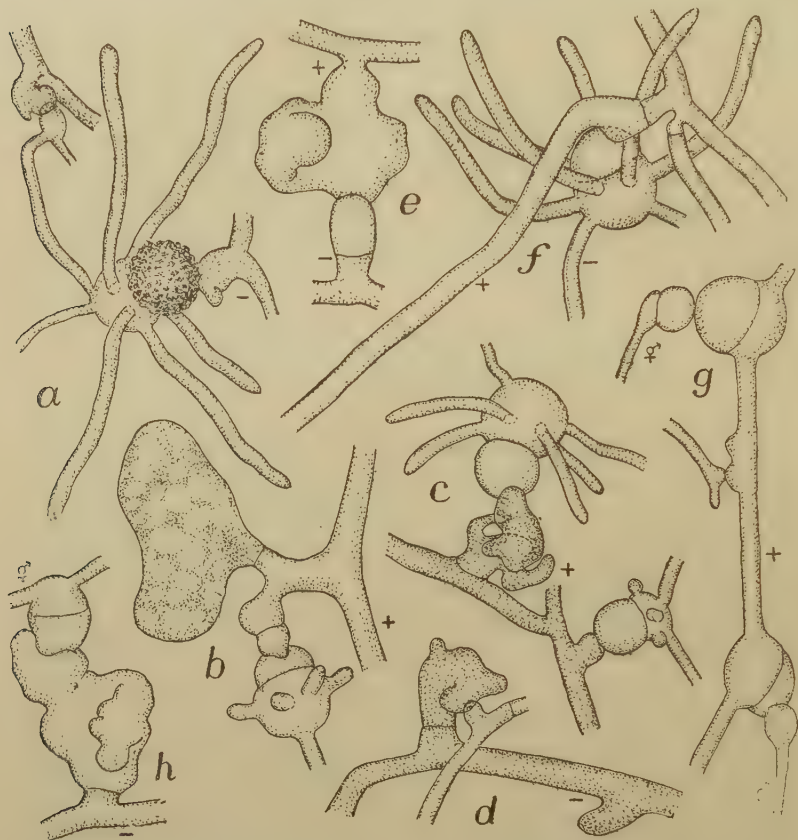


Fig. 15. — Réactions sexuelles entre les espèces différentes (gross. 240).
 a, b, c, d, entre *Absidia cylindrospora* et *A. glauca*, les thalles de ce dernier étant indiqués par le signe (+) ou (-).
 e, entre *Absidia glauca* (+) et *A. Orchidis* (-).
 f, entre *Absidia Orchidis* (+) et *A. cylindrospora* (-).
 g, entre *Absidia cylindrospora* (+) et *A. spinosa* (♂).
 h, entre *Absidia glauca* (-) et *A. spinosa* (♂).

seuls observés, se rapportent au *Mucor genevensis* et à l'*Absidia spinosa*.

La première de ces deux espèces ne réagit qu'avec deux de

nos souches de *Mucor hiemalis*, du sexe (+), en présence desquelles elle forme des progamètes et plus rarement des gamétanges. Nous croyons qu'il est téméraire de considérer notre échantillon de *M. genevensis* comme ayant une tendance (—), malgré ses apparences.

Pour l'*Absidia spinosa*, les réactions ne sont obtenues que lorsque cette espèce rencontre l'*A. glauca* ou l'*A. cylindrospora*. L'*A. glauca* forme, dans ces conditions et sur le thalle (+) seulement, des progamètes et des gamétanges souvent irréguliers, boursoufflés ou tuberculeux, au contact du thalle monoïque de l'*Absidia spinosa* qui évolue régulièrement (fig. 15, *h*). L'*A. cylindrospora* et l'*A. spinosa*, étant mis en présence, le premier donne des gamétanges et parfois des fulcres, la seconde ne fournit que de simples branches copulatrices peu différenciées. Leurs réactions sont faibles, quoique leurs caractères morphologiques soient parfaitement semblables (fig. 15, *g*) (1).

B. Réaction interspécifique entre les thalles dioïques.

Théoriquement, les thalles des deux sexes d'espèces différentes, devraient, si la réaction a lieu, réagir réciproquement; mais souvent l'un seulement d'entre eux arrive à traduire sa réaction morphologiquement. C'est ainsi que, par exemple, par la mise en présence du *Mucor Mucedo* (+) et du *M. Vosnesenski*, seul le premier nous a fourni des progamètes.

D'autre part, le milieu exerce une grande influence dans ces réactions. Une de nos souches de *Mucor hiemalis* (87) donne des réactions assez facilement avec les thalles de sexes contraires des espèces ou des genres différents, telles que les *Mucor*, *Circinella umbellata*, *Absidia cylindrospora*, *Cunninghamella elegans*, *C. Bertholletiae* (2), etc.; mais ces réactions

(1) Dans l'hyphe homothallique de l'*A. Spinosa*, la partie qui porte le progamète terminal réagit généralement avec le thalle (—) d'autre espèce et celle qui porte le progamète latéral avec le thalle (+). Mais ceci n'est pas une règle absolue, ainsi que le montre la figure 15 (*g* et *h*).

(2) Ce deuxième *Cunninghamella* nous est parvenu de la Station d'Amsterdam.

n'ont lieu que dans les milieux riches en substances hydrocarbonées et rarement dans les autres milieux artificiels. D'ailleurs, BLAKESLEE a démontré, plusieurs fois, à ce point de vue, l'importance de l'influence des conditions extérieures.

Nous donnons ci-dessus, à titre d'exemples, quelques-uns des résultats obtenus qui offrent certain intérêt général.

1. Réaction entre les *Mucor*.

La réaction entre le *Mucor hiemalis* et le *Mucor Mucedo* offre un exemple où les différentes races réagissent de façons différentes avec le même thalle de l'espèce différente. Les thalles de ces espèces entrent très facilement en réaction. Ceux du *M. hiemalis*, (+) et (—), conservent généralement leur aspect habituel, et donnent fréquemment des gamétanges bien constitués ; tandis que ceux du *M. Mucedo*, subissent plus ou moins profondément des modifications.

Chez les nombreuses souches du *M. hiemalis*, mises en présence des thalles donnés de *M. Mucedo*, l'une d'entre elles (87), (+) et (—) ayant une vigueur sexuelle relativement élevée, forme des gamétanges très nombreux et réguliers ; par contre les deux thalles du *M. Mucedo* ne donnent que des protubérances sans gamétanges ou de progamètes peu différenciés ; leurs filaments sont à calibre irrégulier, gonflés et sinués, au lieu d'être cylindriques, comme ils le sont dans les conditions ordinaires. Une autre souche du *Mucor hiemalis* (152), formant relativement peu de zygospores avec les autres thalles de même espèce, sa réaction avec le *M. Mucedo* est également faible et n'aboutit pas à l'isolement des gamétanges ; les thalles de ce dernier *Mucor* se comportent comme précédemment. Toutefois, il ne faut pas croire que les races qui ont une vigueur sexuelle élevée, réagissent plus facilement avec les autres espèces. C'est ainsi qu'une souche du *M. hiemalis* (125), ne donne presque pas de réaction à la rencontre du thalle du *M. Mucedo*, tandis qu'elle fournit des zygospores en quantité élevée avec la plupart des autres races du *M. hiemalis*. Les résultats d'ensemble sont indiqués dans le tableau suivant qu'on lit à la manière d'une table de Pythagore et qui indique, par les symboles R, r, o (R ;

ligne de réaction très apparente ; r : ligne de réaction peu nette et discontinue ; o : sans réaction), les résultats de la mise en présence de trois thalles du *M. Mucedo* et de douze souches de *M. hiemalis*. Le milieu nutritif fourni était le pain agarisé (1), et la température, 15° environ.

<i>M. Mucedo</i> \ <i>M. hiemalis</i>	(—) (+ et —)	(—) (+ et —)	(—) (+ et —)	(—) (+ et —)	(—) (+ et —)	(—) (+ et —)	(—) (+ et —)	(—) (+ et —)	(—) (+ et —)	(—) (+ et —)	(—) (+ et —)	(—) (+ et —)
+	R	r	o	o	R	r	r	r	r	r	R	R
—	R	r	o	o	R	r	r	r	r	r	R	R
+	R	r	o	o	r	R	o	o	r	r	o	o

Si le *M. Mucedo* subit des déformations au contact des thalles sexuellement opposés de *M. hiemalis*, il provoque aussi le développement anormal d'autres *Mucor*. C'est ainsi qu'un de ces derniers (voisin du *M. coprophilus* Povah, 1917) forme, en outre des gamétanges réguliers avec le *M. Mucedo* (+), des filaments trapus, compacts, à ramifications courtes et répétées. La ligne de réaction est formée par un tapis de ces filaments bas et enchevêtrés et non phototropiques.

Un autre mode particulier de réaction, est réalisé entre le *M. hiemalis* et le *Mucor sp.* (voisin du *M. silvaticus* Hagem). La dernière de ces espèces, donne avec le thalle (—) du *M. hiemalis* des filaments pelotonnés, portés sur le flanc du filament aérien, enserrant les gamétanges du *Mucor* qui fournit seulement l'organe sexuel (fig. 16 b).

2. Réaction entre les *Absidia*.

L'*Absidia glauca* et l'*A. Orchidis*, deux espèces très voisines, se différenciant seulement par leur couleur, nous offrent un

(1) Le milieu employé pour ces réactions et les réactions suivantes est : mie de pain séché sans croûte 10 p. 100 + agar 0,5 p. 100. — Le pain agarisé que nous avons employé dans les cultures ordinaires et qui correspond à peu près à cette dernière formule est préparé de façon suivante : imbiber la mie de pain avec son maximum de volume d'eau, ajouter 1 p. 100 d'agar, puis compléter ce dernier milieu en ajoutant 2 ou 3 fois son volume d'eau.

exemple de réaction difficile. LENDNER (1909) n'a pas réussi le croisement ; la plupart de nos souches sont, comme on le voit dans le tableau ci-contre, inactives (R : avec la ligne de réaction, ou la couleur de la colonie pâlit ; r : sans ligne de réaction visible ; o : sans réaction).

<i>A. Orchidis</i>					<i>A. glauca</i>				
+ —	9	38	97	123	+ —	26	72	99	140
<i>A. glauca</i>	R	o	o	o	<i>A. Orchidis</i>	9	R	o	o
26	b	o	o	o	38	o	o	o	o
72	r	o	o	r	97	o	o	o	r
99	b	o	o	o	123	o	o	o	o
140									

Mais, par contre, toutes ces différentes souches réagissent avec les thalles (+) et (—) de l'*A. cylindrospora*, une espèce dont les caractères morphologiques s'éloignent pourtant des deux *Absidia* précédents.

L'*A. glauca* possède fréquemment, dans ces conditions, des gamétanges ou des progamètes qui se développent anormalement (fig. 15, a à e).

L'*A. Orchidis* offre une autre particularité, en donnant des gamétanges qui dégénèrent très fréquemment en sporangiophores ; ces derniers rejettent toujours sur leur flanc les gamétanges de l'*A. cylindrospora*, dont le sommet épouse la concavité des sporangiophores ainsi formés (fig. 15, f).

Les réactions de l'*A. cylindrospora* sont les plus énergiques. Elles conduisent à la formation des gamétanges bien constitués, ayant des fulcres bien développés, et parfois des azygospores petites et chétives (entre le thalle + de cette espèce et l'*A. glauca* 26 —). Cependant, nos différentes souches de cette espèce ne forment des zygospores, comme nous l'avons dit précédemment, que tardivement et moins spontanément.

3. Réactions entre les thalles des genres différents.

Les réactions sexuelles n'indiquent aucune affinité systématique. Elles se réalisent donc aussi bien entre les thalles des

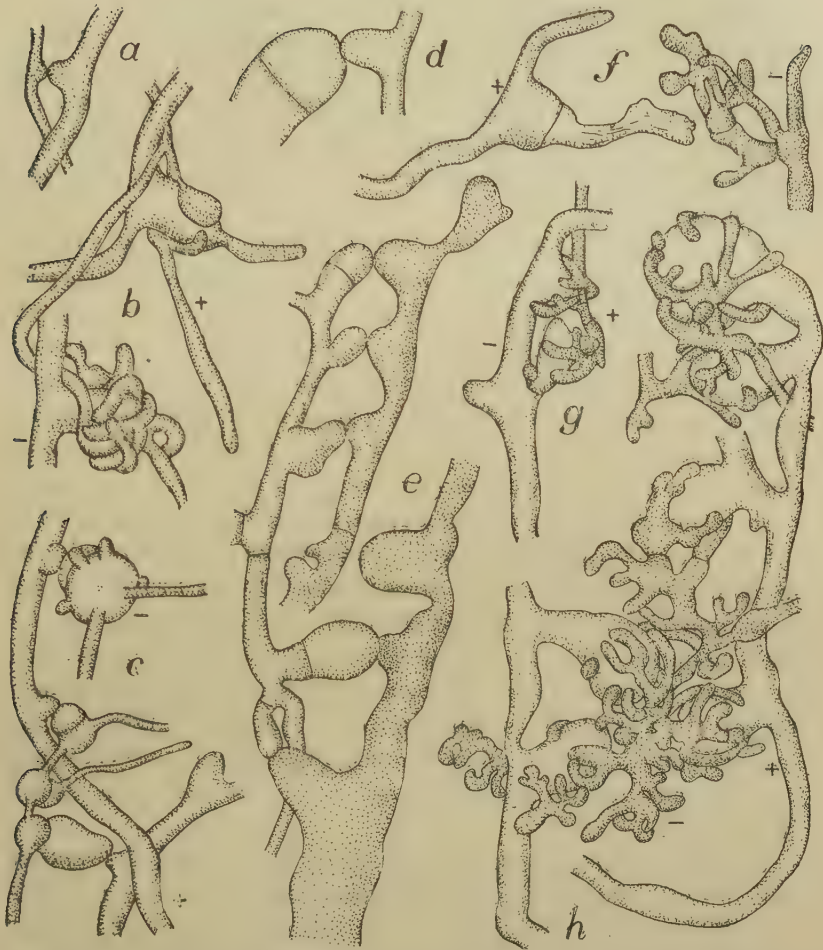


Fig. 16. — Réactions sexuelles entre les espèces différentes (gröss. 240).

a, entre *Mucor hiemalis* et *Cunninghamella elegans*, le thalle de ce dernier étant plus grêle.

b, entre *Mucor hiemalis* (—) et *M. sp.* (+).

c, entre *Mucor hiemalis* (+) et *Absidia cylindrospora* (—).

d, e, entre *Mucor Mucedo* et *M. hiemalis* : formation des gamétanges chez *M. Mucedo* (d) ou chez *M. hiemalis* (e).

f, g, entre *Mucor Mucedo* et *Phycomyces nitens*, ce dernier étant représenté par les filaments digités.

h, le même, les thalles de ces deux espèces ont été détachés artificiellement,

genres différents qu'entre ceux du même genre. Les exemples suivants ont été choisis parmi les Mucorinées qui nous ont déjà fourni des réactions de contact sans signification sexuelle.

Entre le *Mucor hiemalis* et l'*Absidia cylindrospora*, les thalles de même sexe ne forment, à leur rencontre, que des filaments enlacés ; ceux de sexes différents, donnent par contre, la réaction caractéristique accompagnant la formation de l'organe sexuel (fig. 16, C).

D'une façon capricieuse, le *Mucor Mucedo* forme au contact de *Phycomyces nitens* des lignes blanchâtres à filaments bas et enchevêtrés sans rapport avec les caractères sexuels, comme nous l'avons démontré précédemment. La réaction sexuelle, que l'on peut confondre, à première vue, avec le phénomène précédent, mais qui se distingue par la formation des gamétanges, se montre seulement entre les thalles sexuellement opposés de ces deux espèces (fig. 16, g et h).

Le début de réaction, dont l'apparition est aussi capricieuse, est le même que celui qui précède les réactions de contact ; les filaments des deux sexes fournissent chacun une protubérance. Cette dernière se ramifie bientôt chez le *Phycomyces*, en formant, comme dans la formation normale des zygospores, des branches digitées ; mais n'arrive pas à développer les gamétanges. Par contre, les protubérances du *Mucor*, (+) ou (—), se transforment régulièrement en progamètes, qui, enserrés par les rameaux digités du *Phycomyces*, se flétrissent peu après (fig. 16, f).

Le *Phycomyces* réagit, suivant BLAKESLEE, assez difficilement avec les autres Mucorinées, et ses réactions n'ont lieu que dans les milieux très concentrés. La réaction précédente a été obtenue dans le pain agarisé avec ou sans addition de glucose (2-3 p. 100) ; de même dans les milieux à dose très concentrée de glucose, où le *Mucor* ne forme entre ses propres thalles presque pas de zygospores, on voit encore une rigoureuse réaction sexuelle entre les thalles de ces deux espèces.

Après avoir passé en revue certains phénomènes typiques des rapports de deux sexes d'espèces différentes, nous voyons que, dans la plupart des cas, les réactions ne se contentent pas seulement de provoquer la formation des organes sexuels, mais aussi déterminent le changement des caractères morphologiques. Cette déformation est locale, prenant seulement place dans les progamètes ou les gamétanges, ou générale, s'étend à l'individu tout entier qui présente la réaction, tout comme dans les phénomènes parasitaires.

De plus, ces réactions peuvent se manifester de façons très diverses et se compliquent par le fait qu'une espèce donnée réagit différemment suivant les espèces différentes et que avec un même thalle, les différentes races n'ont pas non plus une action identique.

II. — RÉACTION SEXUELLE AU SEIN DES MÊMES ESPÈCES

Les travaux récents ont établi que les réactions sexuelles des différents thalles de même espèce se manifestent différemment lorsqu'on fait intervenir la notion de races biologiques. BLAKESLEE, CARTELAGE, WELGE et BERGNER (1927) ont établi ce phénomène sur un nombre très étendu de Mucorinées. BARBARA PRICE (1927) démontre aussi que la formation des zygosporos varie en quantité suivant les différentes races.

La régression de l'affinité sexuelle peut s'étendre encore plus loin. Nous avons démontré (1927) que le phénomène comparable à ce qu'on a décrit sous le nom d'« hybridation imparfaite » peut se rencontrer entre les races biologiques qui appartiennent morphologiquement à la même espèce.

L'étude plus détaillée, que nous allons exposer, nous permet de supprimer toute barrière entre la fécondité et la réaction imparfaite. La réalisation de cette dernière serait due, comme nous l'avons dit à propos des azygosporos, à l'écart physiologique assez accentué des deux thalles reproducteurs.

*
* *

Il est superflu d'établir ici une liste des divers aspects de réactions sexuelles entre les nombreuses races que nous avons observées chez certaines Mucorinées. Nous citons ici seulement comme exemple principal le *Mucor hiemalis* qui nous a conduit à des résultats assez intéressants.

Nous avons indiqué précédemment que, en dehors des races physiologiques, cette espèce renferme encore plusieurs formes morphologiques. Mais ces derniers ne sont pas en relation avec la distinction de leurs caractères biologiques; elles forment des zygosporos entre elles aussi bien qu'entre les thalles appartenant à la même forme morphologique.

Nos différentes souches de *M. hiemalis*, obtenues sous la forme des deux sexes, soit isolément, soit ensemble, appartenant à la même unité systématique, nous ont fourni des réactions diverses que nous représentons dans le tableau suivant (Z : zygosporos abondantes ; z : zygosporos rares ; Az : azygosporos abondantes ; R : réactions imparfaites ; O : sans réaction ; les chiffres indiquent les souches différentes et A, B, C, les formes morphologiques) :

Dans toutes ces séries de cultures, sur le substratum du pain gélosé, qui favorise particulièrement la formation des zygosporos, nous distinguons certains types de réactions sexuelles suivants :

1. *La formation normale des zygosporos.* — Le nombre, la vigueur et la vitesse du développement des zygosporos sont très variables suivant les races. Ces faits, étant déjà constatés et classés en quatre catégories par BLAKESLEE et ses collaborateurs (1927). En considérant la difficulté de cette distinction minutieuse, nous les désignons seulement par les deux extrêmes : Z représentant les réactions dans lesquelles les zygosporos se forment déjà sur la ligne du contact des thalles, ligne où les sporangiophores ne sont pas encore élevés ; z représentant celles dont les sporangiophores se forment abondamment, sur l'endroit où les deux colonies se touchent, avant que les zygosporos, qui s'y trouvent, soient mûres. Dans ce dernier cas, les zygosporos sont très peu nombreuses et souvent n'acquièrent pas la forme normale, et la ligne de réaction reste souvent blanchâtre et plus étroite.

$\begin{array}{c} + \\ - \end{array}$	A 21	A 28	A 145	A 148	A 62	A 125	A 142	B 87	B 65	B 5	B 73	B 27	C 109
A 21	Z	z	Z	Z	Az	zAz	z	Z	z	z	z	z	Az
A 28	z	Z	zAz	z	Az	Z	z	Az	z	z	z	z	z
A 145	z	zAz	z	Z	Z	Z	Z	Az	zAz	z	z	z	z
A 148	z	z	Z	Z	z	z	z	Z	z	z	z	z	z
A 62	Az	z	Z	Z	Z	z	z	z	z	z	z	z	O
A 125	z	z	z	z	z	Z	z	Az	z	zAz	zAz	zAz	O
A 161	z	z	Z	Z	z	Z	z	zAz	z	Z	Z	z	z
B 87	z	R	zAz	z	zAz	z	z	Z	R	Z	z	z	zAz
B 65	z	z	z	z	z	z	z	R	Z	z	zAz	z	z
B 5	z	z	z	z	zAz	z	z	Z	z	Z	Z	Z	z
B 120	z	z	z	z	z	z	z	Z	Az	Z	Z	Z	z
B 152	z	O	z	z	z	z	z	z	z	Z	z	z	O
C 109	O	O	z	z	zAz	z	R	Z	z	zAz	zAz	z	Z

2. *La formation des zygospores et des azygospores.* — Ces réactions, qui se rattachent à celles de la catégorie précédente par toute une série de passages, marquent un affaiblissement de l'affinité sexuelle. Elles sont remarquables lorsque le nombre des azygospores atteint le tiers du nombre total des produits sexuels. Nous le désignons par le signe zAz.

3. *La formation des azygospores.* — Dans ces conditions, les réactions, représentées par Az dans le tableau, sont très faibles.



La formation de nombreuses azygospores est due au revêtement précoce de l'épispore ou la persistance de la membrane mitoyenne. La plupart des gamétanges avortent ou bien l'un des deux se développe seulement en azygospore ou encore, comme nous l'avons dit, l'un des gamétanges s'introduit à l'intérieur de l'autre (fig. 17, *b* à *d*). Il est possible de considérer ces phénomènes comme des réactions imparfaites des races différentes; mais on trouve encore, par hasard, quelques zygo-spores mal développées.

On remarque souvent, d'autre part, que, entre les thalles dont les deux sexes sont isolés dans la même prise, la fertilité est plus grande et que les thalles appartenant aux souches d'origines différentes, ont généralement entre eux des réactions plus faibles. VANDENDRIES (1927) a fait récemment les mêmes remarques pour le *Coprinus* d'origines très éloignées. Il semble donc qu'il existe une tendance à la ségrégation de races par rapport à l'isolement, tendance traduite par une diminution plus ou moins accentuée de l'aptitude de reproduction sexuelle.

4. *La réaction imparfaite.* — Cette diminution de fécondité peut aller plus loin et les choses se passent comme si le *Mucor hiemalis* rencontrait une espèce différente. Sous la réaction réciproque, les progamètes, cloisonnés en gamétanges ou non, évoluent régulièrement et les gamétanges se transforment parfois en azygospores. On voit souvent, d'autre part, que, à cause de la persistance de la membrane mitoyenne, l'un des gamétanges s'introduit aussi dans l'autre ou prolifère en filament mycélien.

C'est le cas des deux souches du *M. hiemalis* (87 et 56) dont les quatre thalles ont été désignés sous le nom de α et α' pour l'un des sexes et β et β' pour l'autre. Les jonctions de α et β ou

Fig. 17 (voir p. 68). — Réactions sexuelles entre les différentes races de *Mucor hiemalis* (*a* à *d*) et d'*Absidia glauca* (*e* et *f*). Gross. 240 fois.

a, réaction imparfaite, les progamètes de l'un des sexes étant seuls cloisonnés.

b, *c*, formation des azygospores et réaction imparfaite.

d, formation des gamétanges qui ne se fusionnent pas, réaction imparfaite.

e, *f*, prolifération des rameaux copulateurs non fusionnés en filaments mycéliens et sporangifères.

de α' et β' fournissent des zygospores, tandis que les rencontres de α et β' et de α' et β ne donnent que le début d'une copulation; il est inutile de dire que, entre les thalles de même sexe, on ne voit aucune réaction.

Les réactions sexuelles dépendent souvent, comme on sait, les conditions extérieures, mais l'emploi d'autres milieux ne nous a pas permis non plus d'obtenir les zygospores. De plus dans la plupart des milieux usuels, tels que le moût, le liquide de Raulin, etc., on ne voit même pas les réactions entre ces thalles sexuellement différents (fig. 17, *a*).

Signalons aussi que certains thalles n'entrent pas entre eux en réaction avec les sexes différents, quoi qu'ils soient actifs vis-à-vis des thalles d'autres souches, probablement à cause du défaut d'un milieu convenable.

Les mêmes phénomènes peuvent exister également chez les autres espèces hétérothalliques, ainsi que chez l'*Absidia glauca* dont la rencontre des différentes races ne conduit pas toujours à la conjugaison efficace.

Nos différentes souches d'*Absidia glauca* forment généralement entre elles des zygospores, quoique avec plus ou moins d'abondance. Cependant l'une d'elles (provenant du sol d'une prairie près de Royat) demeure inactive en présence de la plupart des thalles de même espèce et donne seulement du début de copulation avec l'une des races (la souche 26) que nous avons signalée précédemment. Dans ce dernier cas, au contact des colonies des deux sexes, les filaments aériens, profondément enchevêtrés, ne laissent voir macroscopiquement qu'une très légère manifestation sexuelle, mais fournissent de nombreux progamètes, régulièrement constitués, et n'aboutissant pas à la fusion. On voit, très fréquemment, de plus, des gamétanges et des suspenseurs se développer, par prolifération, en mycélium sous l'aspect de rhizoïde et donner naissance aux filaments porteurs de sporangioles (fig. 17, *e* et *f*). Ces formations sont, sans doute, comme nous l'avons démontré dans le précédent chapitre, la conséquence de l'inefficacité de conjugaison.

Il ne saurait être question de considérer ces thalles, fournissant entre eux une réaction imparfaite, comme appartenant aux

espèces différentes. Leurs caractères morphologiques se montrent rigoureusement identiques.

D'après les observations que nous venons de faire surtout chez le *Mucor hiemalis*, nous voyons que, depuis la différenciation des progamètes jusqu'à la formation normale des zygosporos, il existe une gradation continue de la manifestation de la sexualité suivant l'écart physiologique des thalles en conjugaison. Comme la formation des azygosporos qui marque déjà une diminution de l'affinité des thalles, les réactions imparfaites ne sont qu'une forme très affaiblie de la reproduction sexuelle.

Il nous est ainsi impossible de considérer, comme on le croyait ordinairement, la fusion ou la séparation des deux éléments sexuels comme un réactif biologique dans la définition de l'espèce. Les mêmes phénomènes, connus sous le nom impropre d' « hybridation imparfaite », peuvent se rencontrer aussi bien entre les espèces qu'entre les races différentes de même espèce.

CHAPITRE IV

RÉGRESSION DE LA SEXUALITÉ

On a signalé chez plusieurs Mucorinées homothalliques et surtout hétérogamiques, la suppression de la fonction sexuelle sous diverses influences.

NADSON et PHILIPOV (1925, 1928) ont obtenu récemment la mutante agame de *Zygorhynchus Møelleri*, provoquée par l'action de rayons X. Mais presque dans les mêmes conditions, SARTORY et ses collaborateurs (1928) ont observé, dans les cultures soumises à l'irradiation du radium, les zygosporos du *Mucor (Zygorhynchus) spinosus*, qui est asexuel dans les conditions ordinaires. Ces réactions, plus ou moins brutales, ne sont donc pas toujours défavorables à la reproduction sexuelle.

L'origine de la plupart des formes agames chez les Mucorinées reste encore inconnue. Déjà VUILLEMIN (1908) considéra son *Mucor neglectus* comme la race asexuée du *Zygorhynchus heterogamus*. NAMYSŁOWSKI (1910) isola du *Z. Vuilleminii* une forme *agamus*. Chez le *Mucor genevensis*, espèce hétérogame, selon LENDNER, une mutante naine et agame fut également obtenue par BLAKESLEE (1920 b). Nous allons décrire aussi maintenant une Mucorinée asexuelle qui offre les caractères morphologiques du *Zygorhynchus Møelleri*.

La fréquence de formes agames chez les espèces homothalliques et éminemment hétérogamiques ne semble pas être une simple concordance. Ceci a déjà frappé le sage esprit de VUILLEMIN lorsqu'il écrit (1908) que « l'hétérogamie apparaît donc comme un acheminement vers la suppression de la sexualité chez les Mucorinées ».

Néanmoins la perte de la fonction sexuelle est, comme nous allons le démontrer, un phénomène que l'on peut aussi rencontrer chez les espèces hétérothalliques.

A. Régression de la sexualité chez les Mucorinées en culture.

Nous n'avons pas obtenu expérimentalement de races agames chez les espèces homothalliques. Les observations suivantes portent sur deux Mucorinées hétérothalliques.

1. Régression unilatérale de la sexualité chez le *Phycomyces nitens*.

Le *Phycomyces nitens* est reconnu par BLAKESLEE et plusieurs auteurs comme une espèce ayant une vigueur supérieure de la reproduction sexuelle. Cependant ZETTNOW (1913) a constaté que, dans ses cultures, le pouvoir de former les zygospores de cette espèce était minime, mais l'emploi d'un nouvel agar lui a permis d'obtenir le début de copulation et de voir une zygospore adulte foncée. LINDNER et GLAUBITZ (1913) remarquaient aussi une diminution de la formation des zygospores dans la culture continue des souches (+) et (—) et une tendance à former les supports sporangifères. Mais on n'a pas obtenu jusqu'ici la suppression totale de la sexualité.

Les deux thalles (+) et (—) de cette espèce ont été cultivés dans nos collections depuis plus d'un an formant normalement entre eux des zygospores dans tous les milieux usuels.

Sur le substratum de pain stérilisé et sur le moût, plusieurs générations se sont succédées sans qu'on ait constaté aucune anomalie. Mais au bout d'un certain temps, une de ces cultures nous a donné des thalles qui, lorsque les deux sexes sont réunis, ne formaient plus de zygospores. Toutes les tentatives pour ramener le phénomène sexuel ont échoué ; de même les milieux indiqués par ZETTNOW (1913), SCHWARTZ (1926) restent inefficaces.

La conjugaison avec les nouvelles souches des deux sexes provenant d'Amsterdam a démontré que l'une des anciennes souches devenait incapable de réagir sexuellement. Autrement dit, en présence de quatre thalles +, +', —, et —', les rencontres de + et — ou de +' et — aboutissent à la formation régulière des zygospores, tandis que le croisement de + et

—' ou de +' et —' sont voués à la stérilité. C'est donc le thalle —' qui a perdu la fonction sexuelle.

Depuis plus de trois ans, ce même thalle conserve encore son caractère agame.

L'apparition de cette mutante agame était brusque et imprévue. Cependant, la stimulation du thalle asexuel avec le thalle normal ne s'amointrit que graduellement.

Dans la conjugaison normale, les deux thalles de signes contraires déterminent à leur rencontre une ligne plus ou moins large dans laquelle les sporangiophores ordinaires ne s'élèvent pas et sont remplacés par des filaments enchevêtrés, à rameaux irréguliers, incolores et non phototropiques; ces filaments sont mélangés avec des rameaux digités des deux sexes qui s'enlacent avant de se développer en branches copulatrices.

Au contact du thalle +' normal et du thalle —' agame, il se formait encore, au début de cette régression sexuelle, des lignes de réaction occupées par ces filaments irréguliers et incolores qui se flétrissent peu après ou se terminent plus tard, par hasard, par des sporangioles. Mais on ne voit que très rarement les rameaux digités et enlacés.

Dans les générations suivantes, ces réactions rudimentaires semblent disparaître à leur tour. Les mycéliums des deux sexes, dont l'un agame, se confondent généralement l'un avec l'autre et il ne reste bientôt plus de trace de leur connexion primitive.

Nous avons démontré précédemment que, lorsque cette espèce est cultivée dans certains milieux, les mycéliums provenant des colonies de sexes différents s'enchevêtrent profondément dans leur jonction, tandis que dans les mêmes conditions, ceux du même sexe arrêtent leur extension avant d'arriver en contact. Dans le cas présent, le thalle agame envoie bien des rameaux rampants qui se croisent intimement avec ceux du thalle normal, du sexe opposé au sien. Les mycéliums des sexes différents, circulant à la surface ou dans la profondeur du substratum, se touchent mais ne réagissent pas, même celui qui conserve encore la fonction sexuelle.

La comparaison du thalle — normal et du thalle —' stérile ne montre aucune différence appréciable d'ordre morphologique,

sauf au contact du sexe contraire, le thalle agame forme des supports sporangifères en plus grande quantité alors que le thalle ordinaire en donne peu à la suite de reproduction sexuelle. Il y a une sorte de balance entre cette dernière et la formation des sporanges comme on l'a d'ailleurs observé maintes fois chez les Mucorinées.

Il est surtout intéressant de voir que le thalle + de *Phycomyces* bien qu'il conserve intacte la faculté fécondante, reste inactif vis-à-vis du thalle —' agame, alors qu'il est bien capable de réagir sexuellement avec un thalle étranger du sexe contraire, formant des rameaux digités qui enserrrent les progamètes du *Mucor Mucedo*. Ceci démontre que, chez les Mucorinées, les thalles sexuels ne peuvent pas réagir avec les thalles inertes et que, même dans les réactions imparfaites, la sexualité ne se manifeste que lorsque les deux thalles congénères conservent leur fonction sexuelle.

Le cas inverse est aussi la vérité. Car, en présence du thalle + de *Mucor Mucedo*, le thalle — sexuel du *Phycomyces nitens* réagit sexuellement alors que le thalle —', stérile, cultivé dans le même substratum et la même boîte de Pétri, reste inactif. On voit, de plus, que la perte de fonction sexuelle est ici totale, non seulement dans la formation des zygospores, mais aussi dans la réaction avec les espèces différentes.

Il est possible que la perte de la sexualité réside, ici, en ce que ces thalles stériles sont incapables de fournir la réaction du contact dont l'absence aurait pu déterminer aussi l'inactivité des thalles normaux et sexuellement fonctionnels de même espèce ou d'espèce différente.

D'autre part, dans le cas présent, qui est vraisemblablement une mutation, la cause de l'agamie reste inconnue. On ne saurait incriminer les milieux de cultures puisque les thalles des deux sexes ont été cultivés dans les mêmes conditions et c'est le thalle —' seul qui est frappé de stérilité.

2. Régression de la sexualité chez le *Mucor Mucedo*.

Comme pour l'espèce précédente, on a signalé un certain affaiblissement de la reproduction sexuelle chez le *Mucor*

Mucedo. FABRE (1911) indique que les gamétanges ne se fusionnent pas sous l'émanation du radium. BLAKESLEE (1915) a obtenu, en le cultivant à température assez élevée (20° C) une mutante ayant une activité sexuelle affaiblie ; mais les zygospores réapparaissent plus tard à basse température.

En cultivant cette même espèce dans un milieu à oxygène concentré, dont l'influence est négligeable sur le développement des champignons, comme l'a démontré BROWN (1922), ce sur quoi nous revenons plus loin, nous avons isolé par hasard, parmi les autres cultures qui continuent à donner les zygospores, certaines souches des deux sexes (une culture de thalle +, trois cultures de thalle —) qui ne forment pas du tout ou ne forment que très irrégulièrement et capricieusement des zygospores avec les thalles normaux des deux sexes.

Mais cette régression n'était pas définitive. Les souches ainsi isolées ont fourni, pour la plupart, un thalle presque normal après cinq ou six mois de repiquages répétés (1). Toutefois, l'une d'entre elles conserve encore ses caractères asexuels.

Chez le *Mucor Mucedo*, nous avons observé souvent, en dehors des sporangiophores normaux, d'autres sporangiophores de taille plus petite et très ramifiés, se trouvant surtout au voisinage du substratum et dans les milieux très humides. Ces filaments portent des sporangioles qui renferment les spores presque arrondies et moins grosses que les spores ordinaires.

Les thalles en question, dont nous avons assisté à la perte momentanée de la sexualité, ne possédaient pendant plusieurs générations et dans tous les milieux que cette catégorie de sporangiophores anormaux, dont l'aspect d'ensemble ressemble à celui que LENDNER (1908) a observé chez cette même espèce, cultivée dans le jus de pruneaux. Les sporangiophores ordinaires n'apparaissent que peu à peu dans les repiquages ultérieurs.

Cette sorte de perturbation de la reproduction sexuelle ressemble à ce que BLAKESLEE a observé chez la même espèce,

(1) Ces souches ont été isolées au mois d'avril. Toutes les tentatives pour les contraindre à se reproduire sexuellement ont échoué jusqu'au mois d'octobre où elles ont commencé à donner les zygospores.

dans les cultures à température élevée. Mais c'est sa véritable cause que nous ignorons.

La disparition de la fonction sexuelle dans les cultures du laboratoire ne doit pas être un phénomène absolument rare. Elle a été aussi signalée, par exemple, chez les Basidiomycètes par VANDENDRIES (1926) et par HARDER (1927). On se demande si ce n'est pas un vieillissement de thalle en culture et si un milieu plus approprié ne peut pas encore ramener ce mode de reproduction.

B. Existence de races agames naturelles.

Chez les Mucorinées hétérothalliques, il n'est pas excessivement rare de rencontrer dans la nature des races dites « neutres » qu'on considère, à l'ordinaire, comme asexuelles. Mais on signale rarement les mêmes phénomènes chez les espèces homothalliques.

Nous avons rencontré dans une Vacciniaie du Puy de la Platte (1.500 m.) une Mucorinée qui offre les caractères de *Zygorhynchus Mælleri*, mais ne forme pas de zygospores. On sait que l'homothallisme et l'hétérothallisme peuvent parfois se réaliser dans les espèces très voisines, répondant, même, à la même diagnose morphologique. La Mucorinée présente pourrait, par conséquent, tomber dans le même cas que l'*Absidia spinosa* et l'*A. cylindrospora*. Mais, avant qu'on ait trouvé une preuve positive pour en faire une espèce distincte, nous croyons préférable de la considérer comme une simple race agame, en y attachant, néanmoins, une courte description.

Isolée du sol à côté du *Zygorhynchus Mælleri*, cette Mucorinée forme sur les milieux de culture une colonie basse, d'abord blanchâtre, puis gris-mauve, cotonneuse et à filaments très enchevêtrés, atteignant à peine 0,5 mm. sur le Raulin neutre et le mout gélatinisé, jusqu'à 1 mm. et quelquefois 1,5 mm. sur le pain bouilli. Les sporangiophores hyalins, se ramifient irrégulièrement, atteignant de 10 à 15 μ de large (extrêmes 5-20 μ). Les sporanges, jeunes, blanchâtres, deviennent gris jaunâtres en vieillissant ; ils sont sphériques, légèrement aplatis à la base, offrant de 40-55 μ de diamètre. Leur membrane, grise et

non diffluyente, est incrustée de cristaux spinuleux. La columelle est aplatie, plus large que haute, incolore, de 20-30 μ sur 25-35 μ . Les spores sont égales, allongées, lisses, incolores, de 2,5-3 $\times$ 4,5-5 μ . Les chlamydospores et les zygospores n'ont pas été observées.

Il résulte de cette description que cette Mucorinée ne correspond à aucun *Mucor* connu, sauf le *Zygorhynchus Møelleri*. De très légères différences dans les dimensions des divers organes ne sont pas suffisantes pour qu'on puisse les distinguer en espèces séparées (1); d'ailleurs le *Z. Møelleri* est, comme nous avons dit, une espèce très polymorphe.

L'essai de croisement de cette Mucorinée avec les différentes souches de *Zygorhynchus Møelleri* ne nous a pas donné de résultat satisfaisant. Mais c'est aussi ce que l'on a constaté chez les autres races asexuelles.

La mutante agame du *Z. Møelleri* a été obtenu expérimentalement par NADSON et PHILIPPOV. On peut supposer que la mutation dans le même sens est également possible dans la nature.

(1) La seule différence que nous pouvons trouver entre cette Mucorinée et le *Zygorhynchus Møelleri* est que les spores de ce dernier sont moins régulières que dans la forme agame, quoique leurs dimensions extrêmes soient concordantes.

CHAPITRE V

DIFFÉRENCES ENTRE LES SEXES

Malgré l'apparence d'hétérogamie parfois très accentuée, les deux éléments des sexes opposés, chez les Mucorinées, ont la même valeur morphologique. VAN TIEGHEM (1875, 1901), tout en assignant une place à ces champignons parmi les Isogames, reconnaissait encore un indice de la différence sexuelle dans la forme extérieure des deux gamètes. BLAKESLEE (1904) et VUILLEMIN (1908) n'admirent point cette différence qualitative; le dernier de ces auteurs, en créant le genre hétérogame *Zygorhynchus*, émit l'opinion « qu'il n'existe pas plus de différence sexuelle chez le *Zygorhynchus* que chez le *Sporodinia* ».

La question à l'ordre du jour est de chercher dans les caractères sexuels secondaires, un critérium de la différence de sexes chez les Mucorinées, surtout les Mucorinées hétérothalliques, particulièrement propres à ce genre d'études.

Mlle KORPATCHEWSKA (1909) signale que le thalle (+) du *Mucor hiemalis* assimile mieux le maltose, qui lui est offert comme source de carbone, que le thalle (—), tandis que le contraire est vrai pour le saccharose, la sucrase se formant seulement dans le thalle (—). Plus tard Mme BRESLAUER (1912) et LENDNER (1918) émirent le même avis. Chez le *Phycomyces nitens*, LINDNER (1912, 1916) expose que le thalle (—) possède un pouvoir assimilateur supérieur vis-à-vis du sucre; tandis que ORBAN (1919) arriva à une conclusion contraire. Pour le *Rhizopus nigricans*, DUNN (1921) constata aussi une telle différence; et pour le *Mucor racemosus*, KORTYTCHOW et ELIASBERG (1919) prouvèrent par la méthode d'oxydation que le thalle (—) est seul capable d'invertir le sucre de canne. Les opinions étant divergentes, il faut arriver à SATINA et BLAKESLEE pour trancher cette

épineuse question. Ces auteurs (1925, 1926, 1927) ont démontré sur un grand nombre d'espèces et de races la différence biochimique des deux sexes par les réactions très diverses et ont établi sur les résultats d'ensemble que, dans la majorité des cas, le thalle (+) a un pouvoir réducteur supérieur à celui du thalle (—), mais ce pouvoir varie suivant les races ou les espèces du même sexe. Néanmoins, par quelques méthodes qu'employaient SATINA et BLAKESLEE (Réaction de KMnO_4 et de MANOILOV), BURGEFF et SEYBOLD (1927) arrivèrent à une conclusion discordante.

CHODAT et SCHOPFER (1927) soulèvent récemment une autre question, en essayant d'établir les caractères sexuels secondaires suivant la présence de carotène dans les rameaux copulateurs ou dans le mycélium souterrain. En se plaçant à un autre point de vue, LENDNER (1918), d'autre part, chercha dans la grandeur des spores la différence des deux sexes. Ces deux derniers points, encore relativement peu étudiés, doivent-ils être enfin considérés comme en connexion avec les caractères sexuels?

Nous allons examiner dans le présent chapitre quelques-unes de ces questions.

I. — DIMORPHISME GAMOÏDE

En se posant au point de vue strictement morphologique, les deux éléments sexuels ne sont pas toujours identiques chez les Mucorinées. Sans parler du *Zygorhynchus* et du *Dicranophora* dont l'hétérogamie est typique et bien connue, l'inégalité des deux branches copulatrices se retrouve chez les espèces ordinairement isogamiques, telles que le *Sporodinia grandis*, qui présente parfois, comme l'a démontré MOREAU (1917), des cas évidents d'hétérogamie.

Il en est de même pour les espèces hétérogamiques dont les différences morphologiques entre les deux progamètes sont généralement assez constantes et en rapport avec les sexes, malgré que certains auteurs nient leurs caractères hétérogamiques (1). Dans la plupart des cas, les suspenseurs et les proga-

(1) Citons, par exemple, Miss GWYNNE-VAUGHAN et BARNES (1927) qui écri-

mètes le plus développés se trouvent sur le même thalle qui, après examen attentif, se montre toujours du sexe (+). D'autres caractères plus accentués encore, comme chez le *Mucor hiemalis*, résident, par exemple, dans un mode exceptionnel de la formation des zygospores : l'un des gamétanges absorbe le contenu des deux compartiments qui sont en communication et se développe en zygospore; l'autre, conserve la forme primitive et, malgré son revêtement d'une épispore mince et peu différenciée, apparaît être un appendice du précédent (fig. 24 a et b); tout l'ensemble offre l'aspect d'une zygospore de *Dicranophora*. Or, ce dernier gamétange, qui reste petit, prend naissance toujours du thalle (—).

Une différence morphologique de même ordre existe entre les organes des deux sexes chez toutes les Mucorinées hétérothalliques. Toutefois, les variations en sens inverse de cette hétérogamie apparente ne sont pas rares. Chez l'*Absidia cylindrospora* et l'*A. glauca*, les fulcres circinés, généralement plus développés et plus nombreux sur le suspenseur le plus coloré et le plus grand, appartenant au sexe (+), peuvent se trouver uniquement sur le suspenseur le plus chétif, du sexe contraire.

Des phénomènes de même ordre ont été observés chez le *Mucor hiemalis* et le *Phycomyces nitens* qui, lorsque les deux gamétanges ne se fusionnent pas, fournissent les azygospores doubles dont la plus développée peut appartenir à l'un ou à l'autre des deux sexes (fig. 13, g et fig. 14).

Ces anomalies nous démontrent que le suspenseur et le gamétange, les plus développés en dimension ou les plus riches en appendices ornementaux, n'indiquent pas nécessairement le sexe (+). Et, tout en étant d'accord avec les observations bien connues de BLAKESLEE sur le *Rhizopus nigricans* dont le même filament porte à la fois les progamètes tantôt les plus gros, tantôt les plus petits par rapport au sexe opposé, nous voyons aisément que les différences morphologiques ne peuvent pas être considérées comme les caractères distinctifs des sexes.

vent récemment encore que « None of the heterothallic form among the Mucors is known to be heterogamic ».

D'ailleurs, il n'est pas impossible de provoquer artificiellement un changement réciproque, au moins en apparence, des caractères différenciels des deux organes reproducteurs. Chez l'*Absidia glauca*, l'hétérogamie, très apparente, consiste, en outre de l'inégalité des deux progamètes (souvent égaux), en la présence de rangées de fulcres en nombre différent sur les deux suspenseurs, généralement et non sans exception, plus grands sur celui du sexe (+) (1). Or dans la disposition spéciale de culture que nous avons indiquée précédemment à propos de la formation des azygospores, le thalle (+), cultivé dans le milieu défavorable, alors moins développé, forme parfois des zygospores au contact du thalle (—), cultivé dans un milieu riche en matières hydrocarbonées et plus développé. Les organes sexuels ainsi formés sont généralement très hétérogames et les appendices circonscrites se forment souvent seulement sur le suspenseur du sexe (—), contrairement à ce que l'on observe dans les conditions ordinaires.

Il est possible que l'inégalité des progamètes soit primitivement en relation avec le développement végétatif plus ou moins vigoureux des thalles qui les portent; car, d'une façon générale, le thalle (+) conserve un pouvoir assimilateur supérieur au thalle (—).

Une autre différence entre les deux sexes a été rencontrée par LENDNER chez le *Sporodinia grandis*, par NAMYSLOWSKI chez l'*Absidia glauca* var. *paradoxa*, et par KEENE chez le *Phycomyces nitens* où l'un des progamètes pénètre, par un prolongement, plus ou moins dans l'autre.

Bien que ce mode de conjugaison rappelle celle du *Pythium* ou du *Peronospora*, l'hétérogamie, très accentuée en apparence, n'indique nullement un commencement ou un vestige de différence qualitative des sexes.

Nous avons signalé précédemment plusieurs exemples de ce mode de conjugaison, l'un des gamétanges, généralement le

(1) Ou plus exactement : 1 ou 2 rangs sur les suspenseurs (+) et rien sur les suspenseurs (—), ou bien 2 rangs pour les premiers et 1 rang pour les derniers, ou moins fréquemment les 2 suspenseurs possèdent le même nombre de rangées, 1 ou 2, ou en sont totalement dépourvus. Le développement des appendices n'est donc pas toujours égal pour les deux sexes.

plus développé, produit parfois un prolongement plus ou moins sinué, circulant à l'intérieur de celui du sexe opposé, à la façon d'un suçoir. Quand on réussit à faire détacher ces deux gamétanges l'un de l'autre, on voit que ce prolongement est bien pourvu d'une membrane, très mince cependant, nettement colorée par les réactifs cellulotiques et revêtu même quelquefois d'une épispore rudimentaire (*Mucor hiemalis*).

Dans tous les cas observés, une telle hétérogamie se produit généralement lorsque la fusion des deux gamétanges se trouve empêchée ou dans les conjugaisons infructueuses entre les thalles de races ou des espèces différentes. Elle résulte de l'inégalité de vigueur ou probablement de pression osmotique (1) des deux gamétanges, tantôt le gamétange (+) produit ce prolongement, tantôt c'est le contraire, comme chez l'*Absidia glauca* au contact de l'*A. cylindrospora*. Bien que cette formation ait lieu toujours sur les gamétanges du même sexe, lorsqu'elle se réalise, très fréquemment, dans la rencontre des souches différentes de même espèce, nous ne croyons pas possible d'y voir un critérium sexuel.

II. — DIFFÉRENCE ENTRE LES SEXES DANS LA FORME DES SPORES

Dans son étude du *Mucor hiemalis*, LENDNER (1918) a trouvé une différence entre les deux sexes de cette espèce dans la forme et la grandeur des spores dont la courbe de variation a pour mode 7 μ dans le sexe (+) et 5 μ dans le sexe (—). Il décrit en outre une variété *albus* (—) qui, n'ayant pas la même allure de développement, est conforme cependant, par le mode des spores, au sexe (—).

En entreprenant les mêmes observations que ce savant suisse,

(1) Les deux branches copulatrices ne possèdent pas une pression osmotique rigoureusement identique. Mais cette pression varie avec l'état de la culture et l'âge de gamétange. Elle est tantôt plus élevée dans le sexe (+), tantôt dans le sexe (—); par exemple, chez *Mucor hiemalis* ou *Absidia cylindrospora*, l'un des gamétanges commence à subir la plasmolyse à la pression de 7 atmosphères, mais il est impossible de formuler une règle générale.

en mesurant la longueur de 500 spores chez les différentes races de *Mucor hiemalis* que nous avons isolées, nous n'avons pas pu arriver au même résultat.

Il serait superflu de donner ici les documents étendus qui résultent de ces mensurations. Voici deux exemples : 1) une souche (87) appartenant à la Forme II et 2) une souche (109) à la Forme III, cultivées sur le liquide de Raulin neutre (cultures monospermes).

	1	(+)	(-)	2	(+)	(-)
3 μ		2	6	3		4
4		40	19	90		97
5		153	134	(310)		(326)
6		(154)	(161)	85		67
7		100	119	9		5
8		34	45	2		0
9		10	7	0		1
10		4	8	0		0
11		3	0	0		0
12		1	1	0		0

La plupart de nos souches de *M. hiemalis*, correspondent au premier de ces exemples comme mode des spores.

On voit ici aisément que les courbes qui représentent les variations rapportées dans ces tableaux sont sensiblement superposables pour les thalles de la même prise. Les variations indiquent plutôt la distinction des races qu'une différence sexuelle.

III. — DIFFÉRENCES BIOCHIMIQUES ENTRE LES SEXES

LENDNER, en 1908, puis dix ans plus tard, avait constaté que les progamètes (+) du *Mucor hiemalis* sont plus volumineux et contiennent quelques gouttelettes d'une huile jaune, absente dans les progamètes (—). BLAKESLEE (1926) indique aussi une plus grande quantité de graisse dans l'un des gamètes. Mais c'est SCHOPFER qui a mis en évidence (1927) l'existence d'un pigment carotinoïde, ressemblant à celui des gamètes (+), dans le

mycélium qui végète dans le substratum, celui du sexe (+) étant plus coloré. Cette teneur différente en graisse et en carotène dans le mycélium et dans le progamète est considérée bientôt par CHODAT et SCHOPFER (1927) comme un critérium biochimique de la sexualité. Ces faits ne sont pas sans rappeler les observations récentes de JOYET-LAVERGNE (1927, 1928), relatives à la teneur en réserves lipodiques des deux sexes mâle et femelle.

Les observations précédentes offrent un grand intérêt si, comme le disent CHODAT et SCHOPFER, « *Mucor hiemalis* et probablement d'autres Mucorinées hétérothalliques ne constituent pas des exceptions et satisfont aux lois générales de la sexualité ».

A. Pigment carotinoïde dans les organes sexuels.

L'existence de la carotène, bien que déjà signalée par ZOPF, n'est nettement établie que grâce aux travaux de SCHOPFER et CHODAT. Par les procédés chimiques de coloration ou de réaction, nous confirmons pleinement l'opinion de ces auteurs que cette substance pigmentaire est en état de dissolution dans les gouttelettes graisseuses, surtout répandue dans les suspenseurs de jeunes zygospores.

Les gouttelettes huileuses à carotène existent non seulement chez les espèces hétérothalliques comme on l'avait remarqué, mais aussi dans les progamètes d'espèces homothalliques.

Aucune des Mucorinées que nous avons observées n'est aussi riche en cette substance que le *Dicranophora fulva*. Ses ampoules copulatrices, moins fréquemment dans celles du petit tympan que dans celles du grand, offrent, sous l'action de l'acide sulfurique, un violet intense. Il en est de même chez les *Zygorhynchus*, surtout le *Z. macrocarpus*, ce pigment peut exister aussi, moins souvent cependant, dans le gamétophore du sexe mâle.

Chez le *Mucor genevensis*, l'un des progamètes, le plus gros, se trouvant à l'extrémité d'un filament, renferme généralement ce pigment et pourrait être considéré par conséquent comme le sexe (+). L'autre progamète, plus petit, rattaché sur le flanc

du filament, plus ou moins éloigné du sommet de ce dernier, reste souvent incolore ou moins coloré. Mais lorsque les deux suspenseurs sont également développés, ces gouttelettes rougeâtres peuvent exister de part et de l'autre des zygospores, avec la même nuance et en même quantité.

De même, pour les espèces hétérothalliques, la présence de carotène est liée au développement des deux progamètes. Si le plus gros des suspenseurs renferme généralement ce pigment, son congénère du sexe opposé peut également en posséder s'il est bien développé. C'est ainsi qu'on voit, chez le *Mucor Mucedo* et même l'*Absidia cylindrospora*, ce pigment peut se présenter avec la même abondance chez les deux sexes.

Comme l'avaient remarqué plusieurs auteurs, il semble que chez le *Mucor hiemalis*, la carotène se trouve seulement dans le rameau du sexe (+) ou plus abondamment dans ce dernier-ci. Cependant ceci n'est point une règle générale.

Nous avons constaté fréquemment dans nos cultures et dans les réactions des différentes races de cette espèce que les progamètes du sexe (—) possèdent, contrairement aux observations courantes, seules les gouttelettes colorées ou en possédant plus abondamment, tandis que ceux du sexe (+), malgré leur taille plus élevée, ne sont presque pas colorés. Les observations suivantes nous permettent d'envisager l'origine de ces variations.

L'intensité et la coloration pigmentaire en question ne sont pas les mêmes pour les races différentes, supposées possédant chacune deux thalles sexuels. Certaines de nos souches (145, 109) sont faiblement pigmentées, la carotène existe seulement, d'une façon générale, dans les gamètes (+); d'autres (87, etc.), soumises dans les mêmes conditions de culture, ont une teinte, soit également accentuée dans les deux suspenseurs opposés, soit plus intense dans le suspenseur du sexe (+), mais toujours plus riche en pigment que les souches précédentes. Dans les conjugaisons réciproques de ces races, la différence sexuelle, qui est conforme à la notion connue, n'est assurée que dans l'un des cas (87 (+) avec 145 (—)), mais non dans le cas contraire (87 (—) avec 145 (+)), où nous avons vu nettement de nombreux progamètes (—) posséder un suspenseur plus grêle, mais plus intensément coloré.

Ces phénomènes indiquent que le dimorphisme sexuel, établi d'après les caractères biochimiques des progamètes n'est vrai que dans la rencontre de certains thalles et, même dans cette dernière condition, la présence de ce pigment en plus ou moins d'abondance est un caractère subordonné du développement inégal des deux progamètes.

Ce dimorphisme est donc relatif. Sa signification sexuelle sera plus évidente si cette différence quantitative est établie sur le témoignage d'un plus grand nombre d'espèces et de races différentes, elle ne peut pas être acquise avec certitude si l'on a affaire à une seule paire de thalles dont les caractères différentiels peuvent être d'une autre ordre que la sexualité.

B. Pigment carotinoïde dans le mycélium.

L'accumulation de l'huile à carotène dans le mycélium souterrain n'est pas en rapport avec celle de l'organe sexuel. Elle se fait dans cette dernière partie d'un grand nombre de Mucorinées, mais plus rarement dans le mycélium nourricier qui peut renfermer abondamment de substances oléagineuses, mais incolores, comme chez les *Zygorhynchus* ou encore, par exemple, chez certaines souches de *Mucor hiemalis*.

La présence du pigment carotinoïde en quantité plus élevée dans le thalle (+) du *Mucor hiemalis* n'est pas, non plus, une règle absolue. En cultivant plusieurs souches de cette espèce dans les mêmes conditions (substratum : pain agarisé, liquides solidifiés de Raulin neutre, de Van Tieghem, de Veirijski ; température 25°), nous avons vu que la teneur de ce pigment varie suivant les races et suivant les conditions du développement. Nous distinguons les quelques types essentiels suivants :

1° Parmi les deux thalles souterrains, isolés de la même prise, celui du sexe (+) possède une quantité plus élevée de carotène que celui du sexe (—), ou bien le premier en possède seulement (les deux thalles des souches 28, 62, etc.) ; c'est le cas signalé par CHODAT et SCHOPFER.

2° Les deux thalles souterrains, appartenant à la même souche, ont une teinte rigoureusement identique (par exemple, les deux thalles de la souche 87 qui, cultivés sur le pain agarisé et

au bout d'une semaine de développement, s'accumulent de cette substance jusqu'à 2 millimètres d'épaisseur au-dessous de la surface du substratum, les deux thalles de la souche 21 qui en atteint 3 millimètres dans les mêmes conditions ; dans les autres milieux mentionnés ci-dessus, ces thalles donnent encore plus précocement cette teinte rougeâtre, mais la quantité de carotène diminue sensiblement).

3° Les thalles des deux sexes sont incolores (souche 109, complètement incolore dans le pain agarisé, très légèrement colorée dans les autres milieux).

Ces phénomènes (1) démontrent que la présence plus ou moins abondante de carotène dans le mycélium souterrain est plutôt le caractère de races que celui de sexes. Il suffirait de rencontrer les thalles des deux sexes appartenant à des races différentes pour qu'on puisse constater une différence frappante, prise comme indice sexuel. Cette éventualité n'est pas impossible si l'on envisage la complexité de combinaison des races multiples qui existent dans la nature pour chaque espèce de Mucorinées.

*
* *

En tenant compte de ces faits, nous cherchons, s'il est possible à trouver, au sein des mêmes races que nous supposons posséder chacune deux thalles sexuels, une telle différence biochimique entre les sexes.

SCHOPFER précise récemment (1928) (2) les conditions dans lesquelles le dimorphisme sexuel se manifeste le plus nettement.

(1) En dehors de ces phénomènes, citons encore un cas d'une souche de *Mucor hiemalis* (125) qui forme, dans le pain agarisé, de la carotène seulement dans le mycélium souterrain du sexe (—), tandis que le mycélium (+) reste incolore (ce dernier est légèrement coloré dans le Raulin neutre). Nous pensons que les deux thalles de cette souche appartenant à des races différentes ; la rencontre de ces thalles ne donne, en effet, qu'une faible quantité de zygosporos.

(2) Les détails ont été donnés plus tard par le même auteur dans un important travail : Recherches sur la sexualité des champignons. Le problème de la biochimie comparée du sexe (*Bull. Soc. Bot. Genève*, 2^e série., vol. XX, 1928). On y trouve une étude très poussée sur plusieurs questions du dimorphisme sexuel biochimique.

Il indique, à ce point de vue, les milieux à « sucre variable contenant la plus petite dose d'asparagine », c'est-à-dire au « plus grand rapport de $\frac{\text{carbone total}}{\text{azote organique}}$ ». Comme ce dernier auteur, nous avons utilisé les milieux à teneur en maltose variable (de 12,5 à 100 p. 100 de la quantité maximum, cette dernière correspond à 30 grammes de maltose par litre) ; mais au lieu d'utiliser la même proportion pour l'asparagine, nous avons employé une teneur plus faible (de 0 à 12 p. 100 de la quantité maximum, cette dernière correspond à 1 gr. 8 d'asparagine par litre). Ce qui revient en tout à 20 séries de milieux en combinaison, soit 3 fois moins de cultures que dans l'expérience de SCHOPFER, tout en réalisant, suivant les données de cet auteur, les conditions les plus favorables de la manifestation des différences sexuelles.

Les quatre thalles des deux sexes, appartenant à deux souches différentes, l'une à mycélium souterrain coloré (87), l'autre à mycélium souterrain incolore (109), ont été cultivés dans les milieux ainsi préparés et à la température de 18° environ. Les thalles des sexes opposés de chaque souche, qui se ressemblent, rigoureusement dans ses différents caractères et forment entre eux des zygospores en grande abondance, sont supposés appartenir à la même race. Les résultats des cultures se trouvent résumés dans le tableau suivant (C indique le mycélium intensément coloré ; c, faiblement coloré et les points désignent les cultures où le mycélium souterrain reste presque incolore).

[illegible]

Entre le mycélium intensément coloré (C) et le mycélium faiblement coloré (c), il existe, certes, toute une série de passages et aussi la coloration s'intensifie avec la durée du développement et la densité du mycélium souterrain, se localisant d'abord au foyer d'inoculation et s'étendant au bout de deux semaines dans le mycélium souterrain tout entier. Il n'est pas douteux que le déséquilibre du milieu, déterminé par une forte dose de glucide qui est la source chimique de carotène, favorise la formation de ce pigment, surtout lorsque le développement du mycélium est dans la meilleure condition grâce à la présence d'azote en quantité convenable. Mais dans tous les cas, nous n'avons pas pu établir une différence des sexes dans ces deux souches du *Mucor hiemalis*. Si, parfois, on voit une supériorité de teneur en carotène dans le thalle (+), le contraire se réalise également.

Il n'y a rien d'étonnant à ce que les résultants très intéressants de Schopfer sont différents des nôtres. Ceci tient sans doute à ce que nos thalles étudiés à ce point de vue sont également colorés ou incolores pour les deux sexes, tandis que dans la paire de thalles, cultivés par l'auteur suisse, le sexe (+) est toujours plus intensément coloré que le sexe (—), même dans les conditions ordinaires.

Il est arbitraire, bien entendu, de croire que les deux thalles sexuels de chacune de nos souches sont de même race, malgré qu'ils ont été isolés ensemble. Mais ils sont au moins très voisins, si l'on tient compte de leurs caractères morphologiques et de leur affinité sexuelle que nous avons indiqués dans les chapitres précédents. On se demande si les deux thalles suisses ne proviennent pas de races assez éloignées. C'est toujours là un point délicat pour l'étude des caractères sexuels secondaires chez les espèces hétérothalliques.

Un cas particulier nous a conduit au même résultat. Les quatre mêmes thalles ont été cultivés, comme nous le verrons plus loin, sur le pain et le liquide agarisé de Raulin neutre dans une cloche remplie d'oxygène. Les filaments se forment abondamment, mais ils ne portent ni les sporanges, ni les zygosporés. Ceux de l'une de ces races (87), (+) et (—), deviennent également et entièrement jaunes et se remplissent, soit dans la

partie aérienne, soit dans la partie souterraine, d'une grande quantité de globules d'huile ; tandis que les filaments de l'autre (107), (+) et (—), restent d'un blanc éclatant et plus blancs encore que dans les conditions ordinaires, à cause de l'absence des sporanges.

Ce changement de caractères est inattendu ; car dans les conditions ordinaires, les colonies de ces quatre thalles sont blanchâtres. Il faut donc admettre que la formation de l'huile en quantité plus ou moins grande dépend étroitement des conditions du développement des champignons. Elle est plutôt, d'autre part, un caractère de races, commun aux deux sexes et n'est pas nécessairement lié aux caractères sexuels (1). Par suite la carotine nous paraît susceptible des mêmes observations ; puisque, comme dit SCHOPFER, elle augmente parallèlement à la teneur en matière grasse.

*
* *

D'après ce qui précède, la carotine, qui se trouve en même quantité dans les deux sexes lorsque les deux progamètes sont également développés, est parfois plus importante dans le progamète (+), probablement parce que ce dernier est généralement plus vigoureux que le progamète (—). Sa présence inégale dans les organes des deux sexes n'est, par conséquent, qu'un caractère subordonné au dimorphisme gamoïde que l'on ne considère, selon BLAKESLEE, VUILLEMIN, et d'autres, généralement pas comme un indice sexuel. D'ailleurs, la différence de teneur de cette substance dans le mycélium nutritif est seulement vraie pour certaines paires de thalles, dont les deux sexes peuvent provenir de races éloignées ; elle est nulle pour les autres. Il nous semble, ainsi, difficile de la considérer avec certitude comme un caractère sexuel secondaire.

La différence biochimique entre les sexes d'espèces hétéro-

(1) Postérieurement à la rédaction de ce travail, nous avons appris, par une analyse (*in Bull. Soc. Bot. Fr.*, LXXV, déc., 1928) que SATINA et BLAKESLEE (1928) n'ont pas observé, non plus, une relation bien nette entre la différence des sexes et la teneur en graisse. Cette dernière dépend, par contre, les conditions de croissance du thalle.

thalliques ne peut être établie, comme l'ont démontré les expériences de SATINA et BLAKESLEE (1925, 1926, 1927), que lorsqu'on envisage la valeur moyenne d'un grand nombre d'espèces ou de races. Les réserves lipoïdiques ou le pigment carotinoïde, s'ils peuvent servir comme des caractéristiques de même ordre, ne doivent pas faire exception à cette règle générale.

CHAPITRE VI

FACTEURS EXTERNES DE LA REPRODUCTION SEXUELLE

Des travaux, excessivement nombreux et variés, ont été consacrés aux facteurs externes qui influencent le développement végétatif des Mucorinées, mais ceux qui déterminent la reproduction sexuelle sont encore en nombre relativement restreints.

BREFELD (1900) fut un des plus prudents en envisageant cette question ; il prétendit que ni l'âge de la culture, ni l'époque de l'année, ni la qualité de nourriture ne peuvent être les facteurs décisifs de l'apparition des zygospores. Mais pendant longtemps, la plupart des savants attribuaient une importance aux agents extérieurs. DE BARY (1868), VAN TIEGHEM (1875), DE WÈVRE (1892), etc., considérèrent que l'appauvrissement de l'air, de l'aliment, etc., est nécessaire pour déterminer la reproduction sexuelle. Par contre, BAINIER (1883, 1884) considéra celle-ci comme le résultat d'une abondante nutrition ; HANSEN (1897) affirma que les facteurs extérieurs n'ont que peu d'influence sur la formation de zygotes chez le *Sporodinia grandis*, tandis que, dans une étude très importante sur la même espèce, KLEBS (1899) déclara que l'atmosphère humide ou la présence des matières hydrocarbonées exercent une action favorable. Mais FALCK (1901) crut que ni la transpiration, ni la qualité, ni la quantité du milieu nutritif ne décident du mode de reproduction, celui-ci dépend, pour lui, de la pression osmotique augmentée dans le mycélium la suite de concentration du milieu. L'apparition des zygospores, souvent incertaine et capricieuse, serait, imaginait-on, conditionnée par une série de facteurs externes, variables pour chaque espèce déterminée.

Ce n'est qu'après la découverte de l'homothallisme et de l'hétérothallisme que ce genre d'études, particulièrement

démonstratives chez les espèces homothalliques, nous fournit enfin quelques précisions. Sans parler des travaux antérieurs de KLEBS, de FALCK, sur le *Sporodinia grandis*, DAUPHIN (1908), WISNIEWSKI (1909), NAMYSOWSKI (1910), démontrent que certains milieux nutritifs exercent une action défavorable à la reproduction sexuelle, mais non au développement végétatif. L'état hygrométrique intervient également, comme l'ont démontré HAMAKER (1906), NAMYSOWSKI (1906), ROBINSON (1926); de même la température, la lumière, ou encore, comme BLAKESLEE l'a fait connaître chez les espèces hétérothalliques (1921), la distance des foyers d'inoculation.

Dans toutes les expériences, il semble aujourd'hui bien établi que la reproduction sexuelle est plus sensible aux conditions défavorables que la reproduction asexuelle. Les facteurs externes, souvent négligeables, peuvent de même enlever complètement cette faculté.

Nous n'avons pas l'intention d'entreprendre ici systématiquement une étude complète sur les divers facteurs qui déterminent le mode de reproduction, étant donné que les influences qu'ils exercent sont des faits incontestables. Cependant, au cours de nos études, nos observations ne sont pas toujours concordantes avec celles de nos prédécesseurs. Nous jugeons utile de rassembler ici, d'ailleurs très rapidement, quelques faits qui se rapportent à cette question, en portant notre attention surtout sur la manière dont se comporte la formation des zygospores par rapport à celle des sporanges.

I. — INFLUENCE DU MILIEU NUTRITIF

L'acidité et l'alcalinité excessives sont toutes nuisibles au développement des Mucorinées (RAYBAUD, 1912, RITTER, 1913, SCHMIDT, 1925), nous n'avons observé chez plusieurs espèces ainsi développées que des mycéliums formés d'un amas glaireux, des cellules géantes. Il en est de même pour les matières hydrocarbonées et azotées dépassant les proportions convenables.

Les sucres, dans une portion assez élevée, sont nécessaires

pour la formation des zygosporès, tandis que la luxuriance de la végétation diminue à mesure que la quantité de l'azote augmente, entraînant par suite l'affaiblissement de la reproduction sexuelle. Ces données, connues depuis les travaux de KLEBS (1899), puis confirmées par plusieurs auteurs et récemment encore par SCHOPFER (1927 *b*) chez une espèce hétérothallique et par ZIKES (1923) chez une espèce homothallique, semblent être la règle générale pour toutes les Mucorinées.

Ces faits étant admis, nous recherchons ici seulement, si, comme on le croyait ordinairement, la reproduction sexuelle est plus sensible que la formation des sporanges aux conditions défavorables, créées par une concentration élevée de ces substances en question.

A. Milieux azotés.

Résumons d'abord toutes les données connues jusqu'ici sur la nutrition des substances azotées. Avec l'urée (2 p. 100), le développement est anormal chez toutes les espèces étudiées qui, comme le *Sporodinia grandis* (KLEBS), les divers *Zygorhynchus*, l'*Absidia spinosa* (NAMYSŁOWSKI), ne forment que des sporanges et des mycéliums. Sur la peptone (5 à 10 p. 100), on ne voit que du mycélium stérile chez les *Zygorhynchus* et l'*Absidia spinosa* (NAMYSŁOWSKI), des mycéliums et des sporanges chez le *Sporodinia grandis* (KLEBS). Sur l'asparagine, l'*Absidia spinosa* ne donne que du mycélium seul, les *Zygorhynchus* ont des zygosporès qui évoluent irrégulièrement (NAMYSŁOWSKI) et le *Sporodinia* forme les sporanges (KLEBS). Il en résulte que, chez toutes les espèces homothalliques des Mucorinées, à l'exception du *Mucor genevensis*, lequel pouvant produire les zygosporès dans ces milieux (NAMYSŁOWSKI), la concentration élevée en azote organique détermine la cessation plus ou moins complète de la reproduction sexuelle, tandis que la formation des sporanges se montre moins contrariée par ces conditions défavorables.

En répétant ces expériences, nous n'avons pas pu obtenir les mêmes résultats.

Le *Sporodinia grandis*, possédant séparément des sporangio-phores et des zygo-phores, offre un matériel difficile pour l'étude des conditions du milieu, car l'apparition de ses zygo-spores, même dans les conditions données est très incertaine. Si l'emploi de certains substratums (carotte par exemple) nous permet d'obtenir constamment des zygosporés, il n'en est plus de même pour les autres milieux dans lesquels la succession des générations par les sporanges est dominante, interrompue seulement de temps en temps par le retour des zygosporés qui apparaissent presque subitement.

En tenant compte de ces phénomènes particuliers et en répétant les mêmes observations plusieurs fois de suite, nous avons vu que la concentration assez élevée de peptone (avec gélatine à 5 p. 100, suivant l'indication de NAMYSLOWSKI et des autres auteurs), ne supprime pas totalement les zygosporés, tant que les sporanges persistent. Ces modes de reproduction semblent dépendre d'autres facteurs, de l'humidité principalement. Nous présentons nos résultats dans le tableau suivant (pour les cultures sur la peptone, Z désigne zygosporés assez vigoureux avec ou sans sporanges ; z, zygosporés très faibles et abortives, avec ou sans sporanges ; S, sans zygosporés, sporanges seulement ; s, sporanges seulement, très faibles et abortifs ; M, mycélium seulement ; o, rien ; pour les cultures témoins, dans la glucose, le pain, et la carotte, sporanges S et zygosporés Z sont tous vigoureux) :

Dates de semis	Peptone p. 100											Glucose 5 p. 100	Pain		Carotte
	1	2	4	5	6	8	10	11	12	13					
13, IV, 1926	Z	S	S	z	s	s	M				S	Z	S	Z	
24, IV, 1926	S	Z	S		s	Z	s				S	S	S	Z	
8, V, 1926				S	s	s	z	M	o	o	S	S	S	Z	
15, V, 1926				Z	s	z	M	M	M	M	S	Z	S	Z	
15, V, 1926				S	s	z	s	M	M	M	Z	S	S	Z	
25, V, 1926					Z	Z	s	z	M	o	S	Z	S	Z	

Il est inutile de dire que les zygosporés, rencontrés dans les milieux fortement peptonisés, sont extrêmement faibles, pour-

vues d'une épispore pâle, elles sont de taille réduite et peu nombreuses. Il n'est pas douteux que la peptone à haute dose exerce une influence défavorable à la formation des zygosporos, mais le développement végétatif se montre aussi souffrant et la reproduction par sporanges s'affaiblit aussi fortement. D'autre part, contrairement à ce qu'on croyait ordinairement, une dose de 5 à 10 p. 100 de peptone ne laisse pas développer uniquement les sporanges, mais permet aussi la formation des zygosporos.

Par le repiquage répété des jeunes filaments zygosporifères, repiquage qui produit aussi immédiatement les sporangiophores, on obtient plus facilement les zygosporos dans ces milieux que par le semis des spores. D'autre part, en cultivant le champignon successivement sur la peptone à 5 à 8 p. 100 pendant plusieurs générations, nous avons isolé une lignée qui forme de très nombreuses azygosporos et des zygosporos à fusion incomplète dont le caractère acquis se conservait pendant longtemps dans les milieux ordinaires, en renouvelant la culture toujours par le repiquage des filaments sexuels.

Sur l'urée et sur l'asparagine (2 p. 100) nous avons vu seulement les gamétanges qui se forment mais n'entrent pas en communication. D'autre part, les sporangiophores restent grêles, n'ayant pas la teinte brune des filaments normaux. Comme la reproduction sexuelle, le développement végétatif est aussi fortement contrarié par ces conditions défavorables.

Avec les *Zygorhynchus*, nous sommes arrivés également à une conclusion différente de celles des chercheurs antérieurs, aussi bien chez le *Z. Mølleri* dont les sporanges sont abondants dans les milieux ordinaires, que chez le *Z. macrocarpus*, dont les sporanges, comme le *Z. Dangeardi*, ne sont jamais nombreux (surtout sur le liquide de Raulin neutre ou sur le glucose agarisé). Indiquons les résultats essentiels.

Avec la peptone (1 à 10 p. 100 + gélatine 5 p. 100, température : 20° environ), la luxuriance du développement diminue avec la concentration. Dans les proportions de 5 à 10 p. 100, limites dans lesquelles certains auteurs n'ont vu que des sporanges, le *Z. Mølleri* donne, sur un gazon bas et restant blanc

(témoins à teinte déjà grise), des débuts de copulation qui ne s'achèvent pas, et des zygospores chétives, à dimensions réduites, à contours irréguliers, à l'épispore restant rouge pâle ou jaunâtre, à verrues peu saillantes, à contenu rempli précocement de globules huileux et offrant l'aspect de chlamydospores (les véritables chlamydospores, incolores et lisses, sont ici plus abondantes que dans les conditions ordinaires). Par contre, les sporanges sont excessivement rares et font défaut dans la concentration de 8 à 10 p. 100. De même pour le *Z. macrocarpus*, les zygospores, dont l'enveloppe ne noircit pas généralement dans ces conditions, sont assez nombreuses, mais les sporanges sont totalement absents.

Avec l'asparagine (1 à 5 p. 100 avec gélatine 5 p. 100), le développement de ces deux *Zygorhynchus* se poursuit, en général, comme dans les milieux précédents. Les zygospores se forment même à 5 p. 100, où les sporanges n'apparaissent pas.

Avec l'urée (0,5 à 2 p. 100) le développement est encore plus difficile, cependant nous avons vu plusieurs fois le *Z. macrocarpus* posséder, en l'absence de sporanges, des zygospores presque normales, d'un noir intense, à la dose de 2 p. 100.

Il résulte de là que, chez les *Zygorhynchus*, la reproduction sexuelle ne se trouve pas particulièrement sensible à l'action défavorable des substances azotées, mais bien moins, au contraire, que la sporulation, tout au moins cette dernière possède la même exigence en substances hydrocarbonées que la formation des zygospores.

Par exception, on n'a pas trouvé une différence entre le développement végétatif et la reproduction sexuelle sur les milieux en question chez le *Mucor genevensis*, sur laquelle nous avons obtenu des résultats à peu près semblables.

Chez l'*Absidia spinosa*, nous n'avons pas vu, non plus, que, dans les milieux azotés indiqués précédemment, la suppression complète du processus sexuel, bien que, d'une façon générale, le mycélium se forme seulement (jusque dans la peptone à 15 p. 100 et l'asparagine à 5 p. 100).

Mais c'est chez quelques *Absidia* hétérothalliques que nous avons obtenu des résultats intéressants.

L'*A. glauca* donne des zygospores sur la peptone, non seulement pour les doses entre 5 et 10 p. 100, mais jusqu'à 30 p. 100, avec, naturellement, la vigueur et la quantité décroissantes. Dans cette dernière concentration (peptone 30 p. 100 + gélatine 5 p. 100), les sporanges ne se forment pas sur la touffe médiocre, grêle et pâle, s'élevant peu au-dessus du substratum. Malgré cela, les progamètes produisent les fulcres et les zygospores arrivent parfois à la maturation. Sur l'asparagine, les zygospores persistent jusqu'à 15 p. 100, et sont encore assez vigoureuses en présence de 10 p. 100 de peptones, condition dans laquelle les sporanges avortent généralement. L'action de l'urée est plus sensible ; elle provoque déjà l'anomalie des sporanges et des zygospores à la concentration de 1 à 1,5 p. 100. Mais, même jusqu'à 2 p. 100, ces derniers organes peuvent encore apparaître, sous l'aspect maladif naturellement.

Dans ces milieux, on remarque assez souvent les zygospores à fulcres rudimentaires ou n'ayant aucune trace de fulcres (fig. 18, *f* et *g*) ; d'autres fois, les fulcres sont bien développés, mais les zygospores avortent (même dans l'asparagine à 2 p. 100, la peptone à 5 p. 100). Cette sorte de balancement des caractères morphologiques réside sans doute dans l'insuffisance de la nutrition.

Il est à remarquer, d'autre part, que la différence morphologique des deux progamètes est plus accentuée dans ces milieux que dans les conditions ordinaires ; l'une des deux branches est toujours plus petite que l'autre et dépourvue le plus souvent de fulcres. Il semble qu'un des thalles est moins capable d'utiliser l'azote organique.

Avec l'*A. Orchidis*, nous avons observé sensiblement les mêmes phénomènes. Notons seulement que, si, dans la concentration élevée de substances azotées (asparagine à 10 p. 100, par ex.), il ne forme point de sporanges ni de zygospores mûres, on voit encore quelques essais de copulation inachevée. D'autre part, sur la peptone à différentes concentrations un peu élevées, la couleur de la colonie, ordinairement violette, devient de très bonne heure grisâtre, couleur que l'on voit généralement dans les cultures âgées.

Il est inutile d'étendre ces exemples à l'infini. Citons seulement un cas contraire à la conception admise : celui du *Phycomyces nitens*, qui forme sur l'asparagine (5 p. 100) de nombreuses zygospores bien constituées à côté des sporangiophores avortés.

*
* *

D'après cette étude comparative faite sur plusieurs espèces des Mucorinées, nous voyons que les composés organiques azotés à doses plus ou moins élevées exercent une influence défavorable sur l'organisme tout entier et non seulement sur la reproduction sexuelle que l'on croyait particulièrement atteinte.

Dans tous les essais, l'action de l'urée est la plus énergique malgré la bonne réputation de cet aliment pour les microorganismes. Récemment, BACH (1927) a démontré que certaines Mucorinées peuvent se développer normalement sur cette substance, tandis que certaines autres ne le peuvent pas. Cela est dû, selon cet auteur, aux caractères propres à chaque espèce ; par exemple, toutes les Mucorinées ne possèdent pas l'uréase pour transformer l'urée en substances utilisables. Nous devons donc nous placer à un point de vue différent pour expliquer l'action de substances azotées dans la nutrition.

B. Milieux hydrocarbonés.

Il existe, chez les Mucorinées, une dépendance entre les substances hydrocarbonées, le mode de reproduction et la luxuriance du développement. Mais si la proportion la plus favorable pour certaines espèces est dépassée, il se produit, comme on l'a démontré, une diminution quantitative des zygospores ; la croissance devient alors plus faible, les zygospores cessent de se former et les sporanges seuls se produisent jusqu'à une certaine concentration au delà de laquelle ils disparaissent également. Les exemples connus sont, par exemple, le *Zygorhynchus Maelleri*, le *Mucor genevensis* qui fournissent des zygospores sur les milieux renfermant 15 p. 100 de sucre, mais des sporanges seulement à la concentration en sucre de 30 p. 100 (NAMYSLOWSKI). Mais, même à la concentration de

50 p. 100, le *Sporodinia grandis* (FALCK) et l'*Absidia spinosa* (NAMYSLOWSKI) peuvent donner encore des zygosporos.



Fig. 18. — Quelques cas particuliers de la formation des zygosporos.

a, b, c, *Zygorhynchus macrocarpus*, cultivé sur le milieu à concentration élevée en glucose, allongement du suspenseur du petit tympan (voir les zygosporos normales dans la fig. 1. Gross. 240).

d, *Mucor hiemalis* : Conjugaison des trois gamétanges (gross. 240).

e, *Absidia glauca* : Fusion des trois gamétanges (gross. 200).

f, g, *Absidia glauca* : zygosporos dépourvues de fulcres, rencontrées surtout dans les milieux richement peptonisés (gross. 200).

h, *Absidia cylindrospora* : idem (gross. 240).

i, j, *Absidia glauca*, cultivé dans le milieu humide : deux formes extrêmes de la variation des branches copulatrices (gross. 200).

Les observations que nous avons répétées avec le glucose nous ont conduit à un autre résultat que nous allons indiquer rapidement.

Pour le *Sporodinia grandis* et l'*Absidia spinosa*, les auteurs antérieurs n'ont pas trouvé une différence entre le développement végétatif et la reproduction sexuelle en rapport avec les milieux riches en sucre. C'est ce que nous avons observé et ce qui concorde avec les résultats que nous avons obtenus chez les autres espèces, nous n'y insistons donc pas.

Pour le *Zygorhynchus Mølleri*, les cultures sur le glucose (de 15 à 30 p. 100 avec gélatine à 5 p. 100) ont donné des zygosporos. Ces dernières sont, en effet, petites, pâles, et leur épispore est presque sans sculpture. D'autre part, les sporangiophores se ramifient irrégulièrement, les sporanges avortent ou prolifèrent, et les spores ne s'individualisent pas. Quelques zygosporos ont été également obtenues dans le glucose à 40 p. 100.

La reproduction sexuelle du *Z. macrocarpus*, dans les mêmes milieux, semble moins souffrante que la formation des spores, quoique les zygosporos ainsi produites sont généralement anormales. Certains cas assez intéressants peuvent être couramment observés, tels que l'allongement démesuré des suspenseurs, surtout celui du suspenseur du sexe mâle (fig. 18, a-c), faisant ainsi effacer le caractère spécifique d'hétérogamie; les zygosporos qui conservent la forme des gamétanges au moment de leur fusion; revêtement généralement plus précoce de l'épispore; l'apparition des azygosporos doubles, gigantisme des progamètes; etc. Les zygosporos anormales peuvent se rencontrer même jusqu'à la dose de glucose à 50 p. 100.

Chez le *Mucor genevensis*, les zygosporos bien constituées ont été observées, non seulement en assez grande quantité dans la glucose à 30 p. 100, mais aussi à concentration plus élevée de cette dernière substance. De même à 50 p. 100, où les sporanges se transforment en vésicules stériles, on voit encore des zygosporos parmi les nombreux gamétanges qui ne se fusionnent pas.

Pour toutes les autres espèces des Mucorinées, une quantité excessive de sucre ne permet pas, non plus, un bon dévelop-

pement et, par suite, une formation régulière des zygospores ou des sporanges. Mais, comme nous l'avons dit et contrairement à l'opinion admise, la reproduction sexuelle n'est pas particulièrement contrariée par ces influences défavorables.

*
**

D'après ce qui précède, il nous est impossible de partager l'avis de NAMYSŁOWSKI (1920) lorsqu'il dit, dans une de ses conclusions, que « les milieux riches en hydrate de carbone favorisent la reproduction de zygospores; les milieux où dominent les substances organiques riches en azote ne sont favorables qu'au développement végétatif, défavorables par contre à la reproduction sexuelle ». Nous croyons plutôt que, au moins chez les espèces homothalliques, ces deux modes de reproduction exigent au même titre des milieux riches en substances hydrocarbonées en présence d'une faible quantité d'azote et que les zygospores persistent partout où les sporanges peuvent se former, bien qu'avec plus ou moins d'abondance et de régularité.

II. — INFLUENCE DES FACTEURS AUTRES QUE LE MILIEU NUTRITIF

A. Milieu aérien.

Le milieu aérien n'exerce sur le développement des Mucorinées qu'une influence insignifiante. Les travaux de LAPRIORÉ (1895), DAUPHIN (1908), ELFVING (1917), BROWN (1922) indiquent que les variations de la concentration de l'oxygène et du gaz carbonique, dans de très larges limites, n'ennuyent pas ces champignons. Il en est de même pour la reproduction sexuelle.

Il est impossible, certes, de faire développer les Mucorinées dans un milieu privé totalement d'oxygène. Même si ce dernier corps fait partiellement défaut, on ne voit généralement que la formation des cellules bourgeonnantes; il est ainsi pour

le *Rhizopus nigricans* sur un substratum riche en matière hydrocarbonée, dans un milieu confiné.

Mais dans une atmosphère constituée de l'oxygène presque pur, nous avons vu que, chez plusieurs espèces homothalliques, les zygospores se forment normalement. Ce sont les divers *Zygorhynchus*, l'*Absidia spinosa*, le *Mucor genevensis* qui, ainsi cultivés (sur le Raulin neutre agarisé et le pain, température de 20 à 25°), produisent les zygospores et les sporanges en quantité aussi grande que dans les cultures témoins à l'air libre, sauf que leur maturation est légèrement retardée ; de même pour certaines espèces hétérothalliques.

Par contre, quelques autres Mucorinées hétérothalliques, cultivées dans les mêmes conditions et dans les mêmes boîtes de Pétri que les espèces précitées, voient leur reproduction sexuelle affaiblie et même cesser totalement.

L'*Absidia glauca* donne encore des zygospores, mais plus rarement.

Le *Mucor Mucedo* fournit, surtout le thalle (+), des sporanges aussi bien que les témoins à l'air libre. Mais son mycélium souterrain devient plus coloré en jaune orangé, et les thalles des deux sexes n'entrent pas en conjugaison. Dans l'une de ces cultures, nous avons isolé, comme nous l'avons dit, plusieurs souches qui conservent pendant longtemps leur caractère agame.

Chez le *Mucor hiemalis*, six thalles des deux sexes appartenant à trois souches différentes ont été cultivés dans les mêmes conditions. L'un d'entre eux (125), nous a donné de très rares sporanges. Les mycéliums des deux sexes ne parviennent pas à s'entrecroiser et, même lorsqu'ils se touchent intimement, leur pouvoir de formation des zygospores est minime (1). Les filaments aériens sont très phototropiques et leur extrémité ne se renfle pas pour donner le sporange ; ceux d'une race (87), comprenant les deux sexes, deviennent tout jaunes par suite de l'accumulation d'une très grande quantité de globules gris-

(1) Lorsque les filaments des deux sexes s'entrecroisent intimement, il ne se forme, dans la ligne de jonction, que quelques zygospores sous l'aspect anormal et en nombre minime. On ne voit aucune réaction à l'œil nu, ni la ligne blanchâtre, ni la ligne noire, lorsque les cultures sont maintenues dans ces conditions.

seux, le pigment carotinoïde en est également abondant ; tandis que les filaments d'autres souches (109 et 123) restent d'un blanc éclatant. Ces cultures qui restent stériles tant qu'elles se trouvent dans l'oxygène, forment aussitôt des zygospores abondantes et de nombreux sporanges lorsqu'elles sont transportées dans l'atmosphère ordinaire. Ces caractères ne se transmettent pas dans les générations suivantes.

La formation abondante de graisse dans ces conditions, vérifiée plusieurs fois chez cette même paire de thalles (87), est inexplicable. Dans un phénomène comparable, NADSON et PHILIPPOV (1925, 1928) ont obtenu, sous la radiation des rayons X, chez un *Zygorhynchus*, une mutante agame, dite « race orangée » qui possède aussi une quantité énorme d'huile colorée en jaune vif. Ces auteurs ont supposé que, « chez les Mucorinées, la dépression de la fonction sexuelle est suivie d'un enrichissement de l'organisme ». Dans le cas présent, qui est en effet inattendu, seulement l'une des trois souches mises en expérience, se comporte conformément à la prévision de ces auteurs, quoiqu'elles sont toutes momentanément presque agames. Nous croyons donc préférable de considérer cette formation chez le *Mucor hiemalis* comme un caractère propre de races.

Des observations que nous venons de faire démontrent que l'influence du milieu aérien agit différemment suivant les espèces ou les races considérées (1). Toutefois nous devons admettre que, pour satisfaire aux lois générales et en fondant notre conclusion uniquement sur les espèces homothalliques, cette influence est négligeable, car chez les espèces hétérothalliques, une série d'autres facteurs internes (tels que l'affinité des sexes, le mécanisme du contact, etc.), peuvent intervenir dans la reproduction sexuelle.

B. Etat hygrométrique.

Deux hypothèses contradictoires, résultant sans doute toutes deux d'observations attentives, s'opposent quant au rôle de l'état hygrométrique : les uns (VAN TIEGHEM, CORNU, BEAUVE-

(1) Il est ainsi pour le gaz carbonique (voir BROWN, 1922).

rie, etc.) voient la sécheresse favoriser la reproduction sexuelle ; tandis que pour les autres (NAMYSLOWSKI, HAMAKER, etc.), c'est la saturation de l'atmosphère qui est favorable à la formation des zygosporos.

Le désaccord des différents auteurs vient de ce que toutes les Mucorinées n'ont pas la même exigence à l'égard de l'humidité. D'une façon générale, le *Sporodinia grandis*, l'*Absidia spinosa*, l'*A. cylindrospora*, voient leurs zygosporos diminuer dans les milieux relativement secs, et le *Dicranophora fulva* demande surtout une quantité élevée d'humidité pour la formation de zygosporos. Le contraire est généralement vrai pour les *Zygorhynchus* qui donnent dans un milieu sec plus de zygosporos que de sporanges et fournissent un développement luxuriant de sporanges dans un air relativement humide. Chez le *Mucor Mucedo*, une atmosphère trop saturée peut même provoquer une cessation plus ou moins complète du processus sexuel.

D'une façon générale, un milieu relativement humide favorise la reproduction sexuelle, mais nous ne croyons pas que l'air saturé de vapeur d'eau réalise, comme disaient certains auteurs, une condition particulièrement favorable. Dans une cloche close dont les parois offrent constamment des gouttes d'eau, grâce à l'évaporation de l'eau d'un épais coussinet de buvard imbibé, nous avons introduit des cultures sur différents milieux, dans les vases à fond plat découverts, l'air étant continuellement renouvelé par un appel à la sortie (température 20° environ). Tandis que les témoins se développent normalement, les cultures ainsi disposées nous ont fourni des résultats différents que nous résumons sommairement comme il suit.

Le *Mucor genevensis* donne des colonies très basses, ses ramifications deviennent nombreuses et sympodiales, ses zygosporos sont rares, le plus souvent avortées et bourrées de globules grassex précocement.

Chez les *Zygorhynchus*, le mycélium stérile devient plus abondant, les sporanges avortent souvent et prolifèrent en tubes mycéliens, les zygosporos sont fort peu nombreuses et de taille réduite, l'épispore ne noircit pas ou s'épaissit très tardivement.

Les *Absidia* ont leurs sporanges avortés et leur mycélium

pâli. L'*A. spinosa* donne encore quelques zygospores chétives ; l'*A. cylindrospora* et l'*A. glauca* forment de nombreux gamétanges qui n'entrent pas en communication. Chez cette dernière espèce, les gamétanges, se trouvant empêchées d'entrer en fusion, deviennent gigantesques (2 ou 3 fois la taille ordinaire), les cloisons parallèles au tympan se répètent et les progamètes acquièrent souvent une forme trapue ou s'allongent démesurément (fig. 18, *i* et *j*).

Il est inutile de multiplier les exemples pour démontrer que l'air saturé n'est pas spécialement favorable à la reproduction sexuelle laquelle se trouve gênée, comme la formation des sporanges, par l'insuffisance de transpiration.

C. Eclaircissement.

L'influence de l'éclaircissement joue, comme on le sait, un grand rôle dans le développement asexuel à cause des caractères phototropiques des tubes sporangifères. Il n'en est plus de même pour la reproduction sexuelle ; les zygomorphes sont doués d'une sensibilité très faible ou même nulle à l'effet de la lumière.

RAYBAUD (1911) remarqua que le *Rhizopus nigricans* forme des zygospores en plus grande quantité dans l'obscurité. En effet, cette influence existe pour la plupart des Mucorinées, mais elle est beaucoup moins visible que celle d'autres facteurs externes. Les zygospores formées dans ces deux conditions opposées, lumière et obscurité, sont aussi normales dans l'une que dans l'autre. La différence ne peut s'exprimer, ainsi, que par l'inégalité de leur nombre.

Les diverses espèces homothalliques ont été cultivées sur les liquides solidifiés (agar 1,5 p. 100) ou semi-solidifiés (agar 0,5 p. 100) de Raulin neutre ou de Van Tieghem, sous la même température (20°) dans la lumière ordinaire et dans l'obscurité.

Le *Mucor genevensis* et les *Zygorhynchus* fournissent dans l'obscurité moins de sporanges que dans la lumière ; par contre les zygospores sont, dans le premier cas, sensiblement plus abondantes, comme l'indique le tableau suivant (chaque chiffre représente la moyenne de 5 séries de numérations des zygospores, contenues dans un champ de microscope de 2,2 mm.

de diamètre, sur les cultures faites par le semis d'un seul sporange et âgées de 5 jours. Les zygospores comptées sont celles qui présentent l'épispore brune ou noire, prise à 1 centimètre de distance du foyer de l'inoculation) :

		Raulin neutre	V. Tieghem (semi-solidifié)	V. Tieghem (solidifié)	Pain	Proportion approximative
<i>M. genevensis</i>	Obscurité . . .	121	64	> 300	> 250	2
	Lumière. . . .	53	38	179	81	1
<i>Z. macrocarpus</i>	Obscurité . . .	86	72	161	219	2
	Lumière. . . .	12	35	59	145	1

Ces chiffres ont leur éloquence, surtout pour le *Zygorhynchus macrocarpus* qui forme sur le Raulin neutre et à l'obscurité presque uniquement des zygospores.

Le *Z. Maelleri* se comporte à peu près de même. Par contre l'*Absidia spinosa* ne donne qu'une différence peu sensible pour ces deux conditions extrêmes et le *Dicranophora fulva* ne subit qu'une influence presque nulle (Nous savons que ces deux espèces ont des sporangiophores presque insensibles à l'influence de lumière). Pour les espèces hétérothalliques, la même influence existe, mais il est difficile d'en trouver une règle générale.

D'une façon générale, la formation de zygospores chez la plupart des Mucorinées est plus rapide et plus abondante à l'obscurité qu'à la lumière, quoique l'influence de ces conditions est insignifiante par rapport aux autres facteurs externes. D'autre part, cette influence semble être seulement indirecte sur la reproduction sexuelle; car, lorsque l'activité de la formation de sporanges se trouve ralentie par l'absence de l'effet de lumière, comme l'ont démontré les travaux d'un grand nombre d'auteurs (SOROKIN 1874, KLEIN 1885, LENDNER 1897, NECHITCH 1904, DAUPHIN 1908, BULLER 1920, JOLIVETTE 1920, etc., etc.), l'énergie

des champignons se concentre surtout dans l'édification des zygospores. Entre cette dernière et la formation des sporanges, un équilibre est toujours réalisé pour chaque milieu déterminé.

D. Organismes étrangers.

Les savants anciens croyaient que les organismes étrangers peuvent exercer certaine action sur la reproduction sexuelle. C'est ainsi que ZOFF (1888) affirma que le *Pilobolus* ne donne les zygospores que lorsqu'il est parasité par un *Syncephalis* ou par un *Pleotrachelus*. En réalité, l'influence des parasites est tout à fait locale. Lorsque, par exemple, le *Mucor Mucedo* est attaqué par le *Chætocladium*, seulement les jeunes gamétanges avortent en formant des galles filamenteuses et parfois énormes (jusqu'à 500 μ), les gamétanges âgés, comme les filaments adultes ne sont jamais attaqués par le mycélium parasite et aboutissent, quoique les filaments qui le portent sont attaqués, à la maturation complète des zygospores.

BLAKESLEE, CARTELEDGE, WELCH et BERGNER (1927) indiquent que les parasites facultatifs, comme le *Chætocladium* forment régulièrement des zygospores en dehors des hôtes. Il n'est pas de même pour le cas dont nous voulons parler maintenant.

Le *Spinellus fusiger* est, comme on sait, un parasite nécessaire que nous avons rencontré plusieurs fois sur les diverses Agaricinées. Il refuse de se développer dans les milieux artificiels. LENDNER (1921) a obtenu la culture du *Spinellus macrocarpus* sur la décoction du *Tricholoma terreum*, puis dans les autres milieux. Nous n'avons pas pu obtenir la culture chez cette dernière espèce. Mais en automne 1926, nous avons fait développer pendant longtemps le *Spinellus fusiger* saprophytiquement.

Dans la décoction de *Collybia fusipes*, les spores de cette espèce ont germé, avec facilité, en donnant des mycéliums spinulés très étendus, qui, une fois transportés sur le pain, la carotte ou autres milieux stérilisés avec ou sans le liquide des Agaricinées, continuent à se développer en fournissant des colonies assez luxuriantes.

Il semble que la présence des substances des champignons

supérieurs est nécessaire pour la bonne germination des spores ; mais, une fois le mycélium obtenu, cette condition n'est plus indispensable pour le développement des sporangiophores. Dans les substratums stérilisés de pain avec *Cantharellus cibarius* ou *Collybia dryophila* ou encore *Boletus*, le semis de spores a donné des tubes sporangifères bien constitués, denses, dressés et rigides, atteignant 3 à 4 centimètres de hauteur. Dans les milieux exempts de décoction des Agaricinées, seulement une fois nous avons vu les sporangiophores maladiés issus directement de la germination de spores et la colonie obtenue est morte peu après.

Dans toutes ces cultures, nous n'avons jamais obtenu les zygospores, bien que le semis des spores provenant de la colonie sur les milieux artificiels puisse produire encore les zygospores sur le chapeau des champignons vivants. Il serait intéressant de vérifier si, chez le *Spinellus*, les filaments sexuels exigent une vie parasitaire plus que les filaments végétatifs et sporangifères.

*
* *

En somme, il est certain que les conditions du milieu, le substratum nutritif surtout, exerceraient une influence importante sur le développement des champignons. Mais peut-on prétendre que, en dépassant certaines limites convenables, la reproduction sexuelle se trouve particulièrement contrariée, même supprimée complètement, en laissant subsister seule la reproduction sexuelle ? Les observations que nous venons de faire nous conduisent à nier cette conception. Chez toutes les Mucorinées homothalliques constatées, les sporanges accompagnent toujours les zygospores, sauf dans quelques cas très spéciaux, comme celui du *Spinellus*. Il va sans dire que, dans une telle considération, l'exception est faite pour les espèces hétérothalliques dont les rapports entre les différents thalles ne sont pas toujours fructueux et dont la formation des zygospores est moins spontanée, même dans les milieux favorables. Si le mode de reproduction dépend des conditions extérieures, il dépend aussi, pour une large part, de l'organisme considéré.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES PHÉNOMÈNES DE LA SEXUALITÉ CHEZ LES MUCORINÉES

CHAPITRE PREMIER

PHÉNOMÈNES NUCLEAIRES CHEZ LES ZYGOSPORES

Un nombre relativement élevé d'auteurs ont abordé l'étude cytologique des Mucorinées; après maintes tentatives successives souvent infructueuses, le phénomène intime de la sexualité a été enfin établi par l'école dangeardienne.

Le caractère multinucléé des zygospires fut soupçonné par VUILLEMIN (1887), puis reconnu par ISTVANFFI (1889, 1895), DANGEARD et LÉGER (1894). Vinrent ensuite les travaux de LÉGER (1895), GRÜBER (1901), NAMYSLOWSKI (1906), DANGEARD (1906), LENDNER (1908), GRÜBER (1912), MC CORMICK (1912), ATKINSON (1912), MOREAU (1911, 1912, 1913, 1915), KEENE (1914, 1919), BURGEFF (1915), BAIRD (1924), GREENE (1925), etc. Mais c'est MOREAU qui, en confirmant les données premières de DANGEARD, est arrivé enfin à des résultats définitifs, établis sur l'étude d'un grand nombre des Mucorinées.

Les discussions que soulèvent les observations de ces auteurs présentent les aspects les plus discordants. Les « sphères embryogènes » et les « sphères embryonnaires » de LÉGER n'ont pas été revues par les autres observateurs; la zonation de l'ooplasme, soutenue par GRÜBER, ATKINSON et KEENE, et la karyo-

gamie unique, suggérée par LENDNER et par Mc CORMICK dont les observations tendent à montrer dans la zygospore la structure des Péronosporées, n'ont pas été confirmées. Les karyogamies multiples, indiquées par DANGEARD, puis établies par MOREAU chez les Mucorinées diverses sont partout les mêmes ; partout les noyaux des zygospores évoluent de la même façon, les uns dégènèrent, les autres se fusionnent par paires. Cette unité de structure fait voir dans les Mucorinées un groupe très cohérent.

Dans le présent chapitre, nous n'avons nullement l'intention de reprendre cette discussion aujourd'hui close, quoique certains travaux récents sont encore discordants. D'ailleurs les résultats de nos propres observations ne peuvent, sauf les détails d'une importance moindre, que confirmer les études exactes de nos devanciers. Cependant, encore nombreux sont les points qui restent obscurs et, d'autre part, à cause de la pauvreté de notre connaissance karyologique des produits parthénogénétiques que nous allons étudier plus loin, nous jugeons utile de commencer par les observations sur les zygospores, en essayant surtout de mettre en relief certains points de repère, négligés ordinairement. Nous indiquerons enfin certains modes particuliers de l'évolution nucléaire chez les zygospores qui nous paraissent avoir un intérêt général (1).

I. — ÉVOLUTION NUCLÉAIRE CHEZ LES ZYGOSPORES

Il n'est question ici que des zygospores normalement constituées, possédant la taille maximum et la forme régulière. Le matériel est généralement pris, sauf exception, sur le pain ou sur les autres milieux nutritifs riches en substances hydrocarbonées où la reproduction sexuelle trouve des conditions optimales.

(1) La méthode la plus employée dans cette partie de travail a été la fixation au Bouin-Maire et au Flemming et la coloration à l'hématoxyline de HEIDENHAIN, suivant le procédé usuel ; un mordantage de longue durée (6 heures) est recommandable.

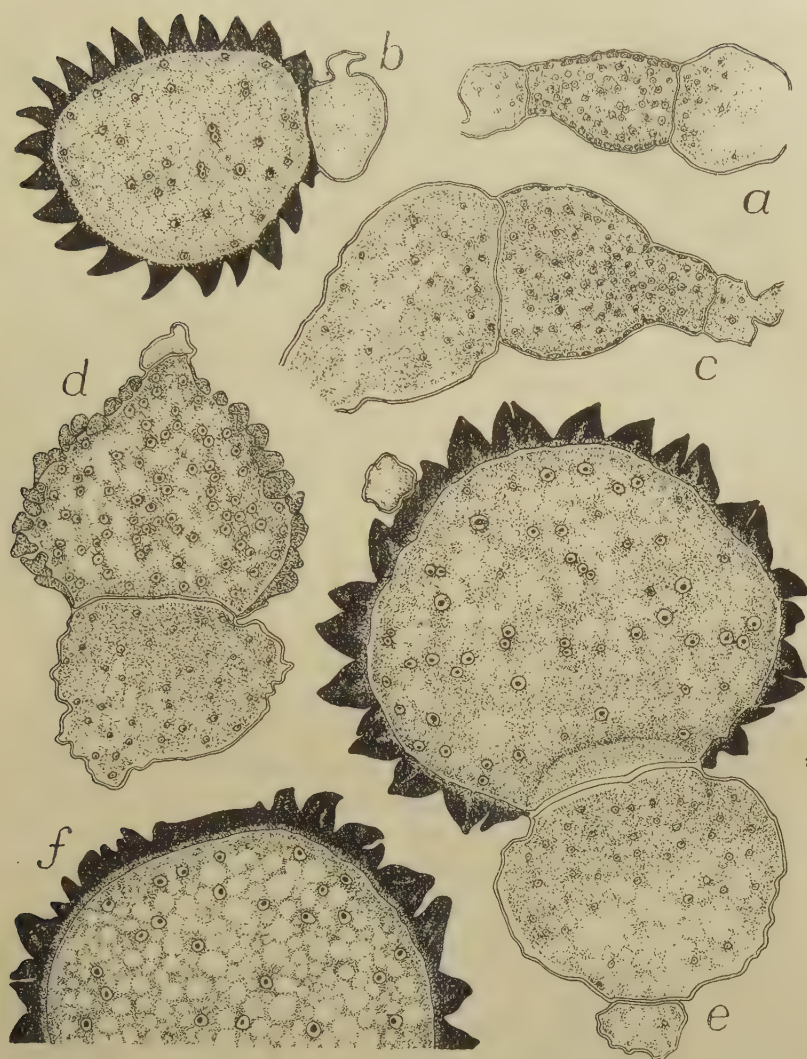


Fig. 19. — *Zygorhynchus* (gr. 1.000) : les états successifs du développement des zygospores.

a, b, Z. Mølleri : jeune zygospore et zygospore âgée, cette dernière renfermant les noyaux en fusion

c à f, Z. macrocarpus : *c*, jeune zygospore renfermant les noyaux de taille ordinaire ; *d*, accroissement de noyaux ; *e*, zygospore plus âgée avec les noyaux de fusion, les noyaux sexuels et les noyaux en dégénérescence ; *f*, zygospore vieille, renfermant presque exclusivement les noyaux de fusion.

Ling-Yong.

A. Espèces homothalliques.

Certaines Mucorinées homothalliques, le *Mucor genevensis*, les *Zygorhynchus*, l'*Absidia spinosa*, possèdent un processus semblable dans leur évolution nucléaire. Nous n'ajoutons rien aux justes observations de MOREAU et nous précisons seulement quelques détails.

Chez le *Mucor genevensis*, il est à remarquer que les gamétanges ne renferment que les noyaux de taille ordinaire et très agglomérés. Dans les jeunes zygosporos, les noyaux grandissent et se groupent souvent en paquets; ils se fusionnent assez précocement. On voit déjà que, avant l'apparition de l'endospore, ils se distribuent régulièrement à la suite de la disparition des noyaux non appariés.

Chez le *Zygorhynchus*, MOREAU (1912 b) a décrit, dans les zygosporos du *Z. Dangeardi* Morcau, une exception fort intéressante de l'évolution nucléaire, caractérisée par la dégénérescence prépondérante et la fusion rare et tardive des noyaux dont le nombre est réduit à la fin à deux et peut-être à l'unité.

Le *Z. macrocarpus*, dont les caractères morphologiques sont très voisins du *Z. Dangeardi*, réalise plutôt le type cytologique du *Z. Møelleri*. Dans les progamètes, les noyaux se groupent contre la paroi mitoyenne pour être isolés ensuite dans les gamétanges où ils s'entassent, mais conservent la taille ordinaire. Après la réunion des deux compartiments, les noyaux se multiplient probablement par des mitoses répétées, mais leur taille reste encore petite; ils ne grandissent que lorsque l'épispore commence à apparaître. Le volume de la zygosporos augmente, le protoplasme devient réticulaire et les noyaux se rapprochent par paires et se fusionnent. On distingue les noyaux de grosseurs différentes dans les zygosporos atteignant la taille définitive et revêtues de l'épispore foncée. Certains d'entre eux disparaissent, probablement n'ayant pas trouvé à s'apparier, de sorte que dans les zygosporos âgées, les noyaux qui persistent sont moins nombreux et sont régulièrement dispersés dans les nœuds des trabécules du protoplasme alvéolaire (fig. 19, c à f).

L'étude cytologique du *Z. Møelleri* a été reprise récemment

par Miss GREEN (1927) qui a vu dans les zygosporos un grand nombre de noyaux, mais n'y a rencontré, non plus que LENDNER (1908), aucune trace de la fusion nucléaire. Mais cette espèce, ainsi que le *Z. Vuilleminii*, possède sensiblement les mêmes stades des transformations nucléaires que l'espèce précédente. Les études détaillées de MOREAU suffiraient à écarter quelques soupçons soulevés par les observations de GRÜBER et d'ATKINSON. Nous n'y insistons donc pas. Il en est de même pour l'*Absidia spinosa* où l'on voit nettement, de plus, les noyaux de fusion continuer à augmenter leur taille.

Le *Sporodinia grandis* et le *Spinellus fusiger*, qui possèdent tous deux les mêmes caractères biologiques et les zygomorphes séparés des sporangiophores, se ressemblent aussi par leurs caractères cytologiques des zygosporos.

L'évolution nucléaire dans les zygosporos de *Sporodinia* a été trop souvent étudiée pour que nous y revenions. Il nous est impossible, cependant, de ne pas mentionner certains faits négligés ordinairement et qui serviront à la comparaison des zygosporos avec les azygosporos.

D'abord, les noyaux des progamètes et des gamétanges, extrêmement petits, ont tendance à se grouper vers la paroi qui sépare les deux sexes. La mitose a lieu dès la formation des gamétanges, de sorte que, ce qui est différent de la plupart des Mucorinées, les deux compartiments contigus renferment déjà, avant leur fusion, un très grand nombre de noyaux, qui se mélangent plus tard grâce aux courants protoplasmiques. Les noyaux de fusion, qui possèdent chacun un nucléole légèrement plus gros et plus net, sont généralement peu distincts des noyaux ordinaires.

Les zygosporos de *Spinellus*, construites sur le type de celles de *Sporodinia*, offrent, par conséquent, la même difficulté pour l'étude. Moins nombreux que dans l'espèce précédente, les noyaux des deux gamétanges, étant mis en présence dans les jeunes zygosporos, se fusionnent par paires à l'exception d'un plus grand nombre d'autres, qui disparaissent par dégénérescence. Le contenu de la zygosporos est très colorable, bourré de bonne heure d'huile et de substances de réserve qui donnent

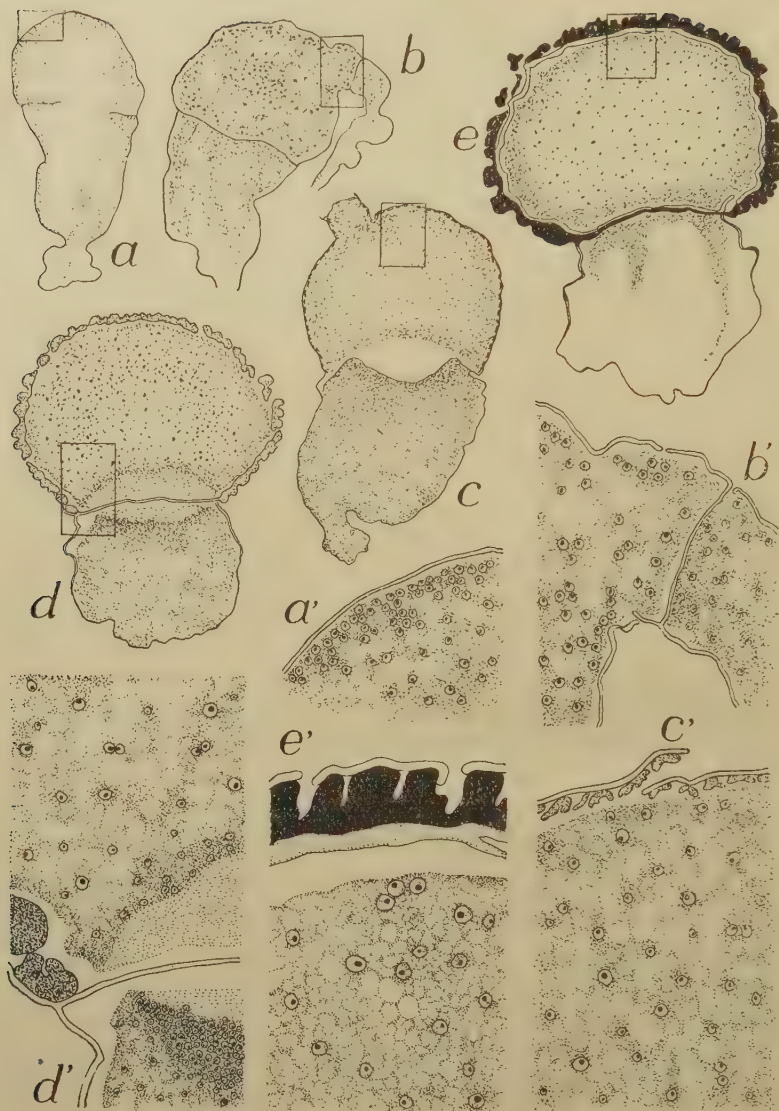


Fig. 20. — *Dicranophora fulva* : les états successifs du développement des zygospores. — Les rectangles dessinés sur les figures *a* à *e* (gross. 240) indiquent la place, dans ces figures d'ensemble, des régions représentées à un grossissement plus fort, dans les figures *a'* à *e'* (gross. 1.000).
a, *a'*, formation du tympan de l'ampoule copulatrice femelle, les noyaux se concentrant à l'extrémité de l'ampoule.

(Suite de la légende, p. 117).

au protoplasme l'aspect d'une masse dense et homogène dans les coupes fixées.

Si, parmi les espèces hétérothalliques, les deux gamétanges du *Zygorhynchus* sont assez inégaux, ceux du *Dicranophora fulva* sont extrêmement dimorphes, l'un d'entre eux, étant, au moment de leur communication, jusque plus de cinq fois plus grand en diamètre que l'autre. Cependant l'histoire de l'évolution nucléaire est, chez cette dernière espèce, sensiblement la même que celle que nous venons de décrire.

Dans les progamètes du gros tympan, les noyaux, d'abord clairsemés, se sont condensés vers l'extrémité qui touche le gamétange du sexe opposé. Ce dernier-ci ne renferme qu'un nombre restreint de noyaux, ce qui s'observe aisément, aussi, par la coloration vitale. Par contre un nombre élevé de noyaux se trouvent dans le gamétange du grand tympan, limité par cette membrane qui apparaît à la périphérie et croît vers le centre en rétrécissant progressivement sa lumière (fig. 20, *a* et *a'*). Après la communication des deux gamétanges, le contenu, d'abord encore largement vacuolaire, renferme des noyaux qui, très petits et pourvus d'un seul nucléole, se concentrent surtout vers la région centrale du gamétange femelle (fig. 20, *b* et *b'*). Ce dernier grandit rapidement et se transforme seul en zygosporé, tandis que le gamétange du sexe opposé reste tel qu'il était avant la fusion et paraît être un appendice du précédent, bien qu'en communication avec lui. Les noyaux se multiplient alors par la mitose et se répartissent dans le contenu tout entier de la zygosporé. Ils se groupent par paires et se fusionnent lorsque l'épispore commence à apparaître, en même temps que le protoplasme, jusque là vacuolaire, devient alvéolaire (fig. 20, *c* et *c'* à *e* et *e'*). La dégéné-

b, b', jeune zygosporé; noyaux de taille ordinaire.

c, c', jeune zygosporé; grandissement des noyaux sexuels.

d, d', zygosporé plus âgée; fusion de noyaux, noyaux fusionnés et noyaux de dégénérescence.

e, e', zygosporé âgée renfermant presque exclusivement les noyaux de fusion.

rescence et la fusion nucléaires continuent. Finalement, dès que l'endospore apparaît, il n'existe guère dans les zygosporos que les noyaux de fusion qui sont d'ailleurs très nombreux (fig. 20, *e* et *e'*).

Vers le tympan du gros suspenseur, il existe une plage à structure homogène sans noyaux ni protoplasme granuleux ; de même dans le suspenseur en face de cette membrane tympanique, une portion du cytoplasme se transforme en une plage à structure continue, de sorte que les noyaux du suspenseur, extrêmement nombreux et condensés, ne touchent pas la membrane tympanique (fig. 20, *d'*).

On voit ici que, malgré son hétérogamie très accentuée, le *Dicranophora* offre les mêmes caractères nucléaires qu'une espèce essentiellement isogamique, telle que le *Sporodinia grandis*. Les noyaux de fusion et de dégénérescence sont aussi nombreux dans l'un des cas que dans l'autre.

B. Espèces hétérothalliques.

Le *Mucor hiemalis*, déjà étudié cytologiquement par MOREAU, et le *M. racemosus* se ressemblent par l'histoire de l'évolution nucléaire des zygosporos, dont les noyaux peu nombreux et très volumineux, offrent un matériel particulièrement favorable pour ces études.

Indiquons seulement quelques points essentiels dont l'intérêt se montrera plus loin. Dans les jeunes gamétanges, les noyaux, très petits, n'ont aucune particularité autre que ce qu'on observe dans les filaments végétatifs. Ils se réunissent ensuite contre la paroi mitoyenne qui se résorbe. La mitose a lieu dans la jeune zygosporos. Le protoplasme vacuolaire fait place à un protoplasme réticulaire. Les noyaux, déjà de taille plus grande, se distinguent nettement des noyaux végétatifs par leur membrane nucléaire plus visible et par leur nucléole plus distinct. Leur fusion ne s'effectue que plus tard, lorsque la zygosporos atteint sa taille définitive. Les noyaux non appariés dégénèrent et on voit que, dans le protoplasme alvéolaire, les mailles sont occupées par les noyaux fusionnés de grande taille, qui persistent seuls dans la vieille zygosporos. L'histoire de la repro-

duction sexuelle de ces deux *Mucor* concorde donc, dans ses traits généraux, avec celle du *M. fragilis* BAINIER, et elles sont susceptibles de l'interprétation que DANGEARD a formulée à propos de cette dernière espèce.

Le *Mucor Mucedo*, espèce intéressante en ce qu'elle constitue un type classique, est encore inconnu au point de vue histologique, sauf que LÉGER (1896) y observa les prétendus « sphères embryonnaires ». Ses caractères ne diffèrent, d'ailleurs, pas beaucoup de ce que nous venons de décrire chez les autres Mucorinées (fig. 21 et 22).

Dans le jeune âge, les progamètes contiennent, comme les filaments ordinaires, un protoplasme fortement vacuolaire, accompagnant des noyaux disparates, mais très denses, cependant, aux extrémités qui se touchent, où s'entassent un grand nombre de noyaux. Puis vient la membrane tympanique qui sépare cette partie à noyaux concentrés en un gamétange exactement comme la paroi columellaire limite la partie fertile du sporange. Les noyaux du gamétange, d'abord régulièrement distribués, se rendent ensuite contre la paroi mitoyenne et déterminent, semble-t-il, la résorption de cette membrane, qui se fait en progressant depuis le centre vers la partie périphérique (fig. 21, a).

La membrane mitoyenne étant disparue, les noyaux, qui se multiplient en même temps qu'ils grandissent, se concentrent encore dans la partie médiane (fig. 21, b), laissant l'espace libre en s'éloignant du centre de la zygosporé, comme on le voit également sur le matériel vivant. Il se fait probablement ainsi le mélange des noyaux des deux sexes, facilité par la bipartition des noyaux, car, malgré la grande dimension des zygosporés, on ne voit pas ici les courants protoplasmiques qui entraînent l'échange nucléaire.

Dans le stade plus avancé où l'enveloppe commence à édifier les premières traces d'épispore, les noyaux, alors sensiblement plus gros que ceux du suspenseur, se dispersent de nouveau dans un protoplasme homogène, finement réticulé ou vacuolaire dans les coupes fixées. Leur nucléole, qui grandit en même temps, devient plus distinct et est le plus souvent

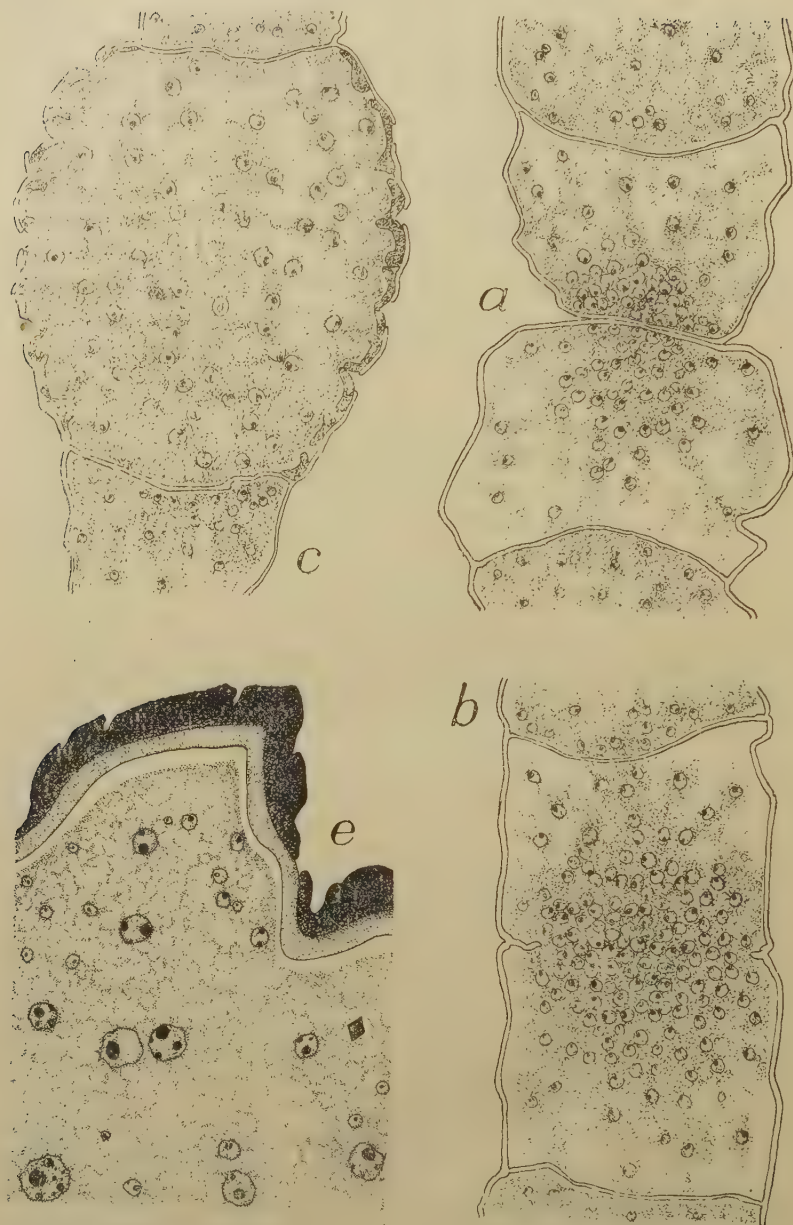


Fig. 21. — *Mucor Mucedo* : les états successifs du développement des zygospores. — Les explications sont renvoyées à la figure 22.

excentrique, accompagnant quelques grains de chromatine, qui sont surtout nets après la fusion nucléaire (fig. 21, c). Le tout est enveloppé dans une membrane nucléaire très nette, sur laquelle se voit un centrosome.

Ce n'est que plus tard, au moment où l'enveloppe charbonneuse commence à se développer en épines, que les noyaux, qui se rapprochent par hasard, s'unissent par paires. Les autres, frappés de dégénérescence, voient leur nucléole s'amoin-drir, leur contenu se vider et leur membrane s'évanouir. Entre ces deux extrêmes, on voit d'autres noyaux, qui, restant sans changement, sont probablement ceux qui n'ont pas trouvé à apparier. Nous donnons ici une figure (fig. 22, d) d'une coupe de zygospore à taille réduite, qui n'a comme dimensions que le tiers de celles d'un individu ordinaire, représentant l'aspect de ce stade de l'évolution nucléaire.

Dans les zygospores qui atteignent la taille définitive, le protoplasme, formant un réseau fin dont les mailles sont occupées par des gouttelettes de graisse, se concentre souvent au centre de la zygospore où se groupent la plupart des noyaux. On voit souvent aussi que, dans les préparations (fixées au Bouin, au Regaud ou au Flemming) le protoplasme se creuse de larges lacunes, surtout abondantes au voisinage de la région périphérique, occupées par les globules oléagineux et les masses amorphes et granuleuses, comparables à ce que BURGEFF (1915) a décrit dans les vacuoles de la zygospore du *Phycomyces* et qui constituent des substances de réserve de nature protéique. Vers chaque tympan, il existe une plage concave à structure homogène, comme chez toutes les zygospores de grandes dimensions des autres Mucorinées.

Peu à peu, la disparition des noyaux non appariés devient plus ou moins complète. Les noyaux qui persistent et résultent d'une fusion augmentent de taille et atteignent jusqu'à plus de 6 μ de diamètre (leur diamètre devient deux fois plus grand que celui des noyaux non fusionnés, quatre fois plus grand que celui des noyaux végétatifs, ce qui correspond à peu près à des accroissements de volume de 4 et de 16). Il sont pourvus chacun d'un gros nucléole avec, en plus, plusieurs granulations chromatiques. Celles-ci, minuscules lorsque leur nombre



Fig. 22. — *Mucor Mucedo* : la suite (grossissement : *a, b, c, e*, dans la figure précédente, et *d*, 1.000 fois ; *d'* et *e'*, 414 fois).

a, gamétanges : les noyaux se concentrent contre la paroi mitoyenne.

b, jeune zygosporé après la disparition de la membrane mitoyenne.

c, jeune zygosporé (appartenant à l'individu de taille réduite) : grossissement des noyaux sexuels.

d, d', zygosporé plus âgé (individu à taille réduite, dont le diamètre n'atteignant que le tiers de celui des zygosporés normales, comme le démontre la comparaison des figures *d'* et *e'*) : fusion de noyaux et noyaux fusionnés.

e, e', zygosporé adulte : noyaux de fusion et de dégénérescence.

est grand dans le même noyau, sont assez volumineuses lorsqu'elles sont par deux ou trois. Elles paraissent particulièrement nettes dans le matériel fixé au Regaud et chez les zygospores âgées, mais elles font défaut dans les noyaux végétatifs (fig. 21, e).

Dans les vieilles zygospores, les noyaux sont difficiles à mettre en évidence à cause de l'abondance de précipitations protoplasmiques. Ils paraissent souvent sous l'aspect d'une vésicule creuse que certains auteurs (SWINGLE, 1903, KEENE, 1919) ont considéré comme des noyaux désorganisés. Les zygospores continuent à emmagasiner des matières de réserve. Les globules d'huile s'accroissent et se groupent en grande quantité surtout vers le centre des zygospores. Mais au voisinage de l'endospore, le protoplasme forme encore pendant longtemps une couche distincte.

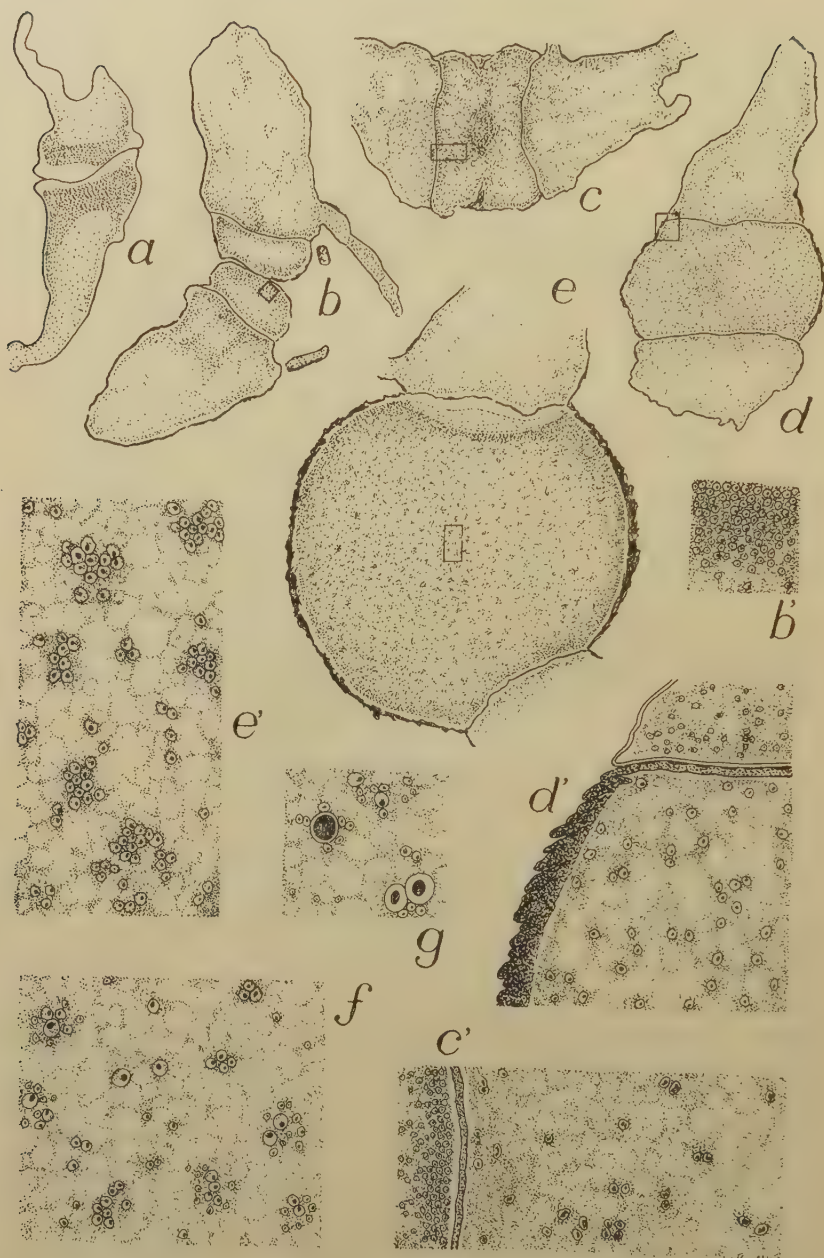
D'après ce qui précède, on voit que les zygospores de *Mucor Mucedo*, malgré leur taille élevée de plus de 200 μ (1 mm. pour BAINIER), sont construites sur le même type que les petites zygospores de *M. hiemalis*. Elles diffèrent de celui des grandes zygospores de *Sporodinia* par l'absence des courants protoplasmiques vers le passage des deux gamétanges, qui ne renferment ici, en effet, que relativement peu de noyaux.

La différence de taille des zygospores n'a donc aucune relation avec la structure interne de ces dernières.

Les trois *Absidia*, *A. glauca*, *A. Orchidis*, *A. cylindrospora*, possèdent les mêmes caractères histologiques que MOREAU a déjà indiqué chez les deux premières espèces. Précisons seulement quelques stades caractéristiques.

Dans les jeunes gamétanges, les noyaux, généralement moins condensés que chez les autres Mucorinées, sont très petits. La mitose a lieu après la dissolution de la membrane mitoyenne. Les noyaux, après avoir grossi légèrement, se fusionnent par paires, assez précocement. Ceux qui dégénèrent sont aussi très nombreux, aussi bien dans la région périphérique que dans la partie centrale.

Chez le *Phycomyces nitens*, les zygospores ont une taille élevée et des noyaux très petits comme le *Sporodinia grandis*,



(Légende page suivante).

mais les divers stades de l'évolution nucléaire ne se correspondent pas entre ces deux espèces.

Depuis que MOREAU (1913) a mis en évidence les karyogamies multiples, l'étude des zygosporos de cette espèce a été reprise par BURGEFF (1915), KEENE (1919), et BAIRD (1924). Les résultats de ces auteurs ne se concordent pas. Nous présentons les nôtres comme il suit (fig. 23).

Les noyaux des progamètes s'accumulent à l'extrémité des rameaux arqués (fig. 23, *a*) et une membrane tympanique se forme. Ils sont donc déjà très nombreux dans les gamétanges, qui sont, cependant, relativement peu volumineux (fig. 23, *b* et *b'*). Après la communication des deux loges sexuelles, les noyaux augmentent considérablement en nombre et, comme l'a remarqué BAIRD, se divisent rapidement dans un protoplasme plus ou moins vacuolaire (fig. 23, *c* et *c'*).

L'épispore sculptée commence à s'épaissir et la zygosporos se développe surtout en longueur. A ce moment, les noyaux sont à peu près uniformément distribués, leur taille est sensiblement plus grosse que celle des noyaux des filaments végétatifs ou des suspenseurs (fig. 23, *d* et *d'*). Ils se groupent plus tard, dans les zygosporos aux dimensions presque définitives, en formant des îlots compacts, laissant alors entre eux des espaces libres occupés uniquement par un protoplasme réticulé. Chacun de ces épaississements noduleux contient quelques dizaines de noyaux, rapprochés les uns des autres (fig. 23, *e* et *e'*). Tout l'ensemble offre l'aspect que DANGEARD a décrit à l'occasion des noyaux de fusion, dans les zygosporos âgées de *Sporodinia grandis*.

Fig. 23. — *Phycomyces nitens* : les divers stades du développement des zygosporos (grosissement : *a-e*, 114 fois ; *b'-e'* et *f-g*, 1.000 fois).

a, progamètes : les noyaux se concentrent contre la paroi mitoyenne.

b, *b'*, gamétanges : les noyaux sont de taille ordinaire.

c, *c'*, jeune zygosporos après la fusion gamétangiale : division des noyaux.

d, *d'*, zygosporos à stade plus avancé : distribution presque uniforme des noyaux.

e, *e'*, zygosporos adulte : les noyaux se groupent en îlots.

f, zygosporos à stade plus avancé : fusion de noyaux et noyaux fusionnés.

g, une portion d'une zygosporos âgée : « red staining bodies », noyaux de fusion, noyaux sexuels, et noyaux en dégénérescence.

Dans ces ilots, observés également par KEENE, se fait la fusion nucléaire. Les noyaux, après leur réunion par paires, et dans un protoplasme devenant alors alvéolaire, augmentent encore la taille. Dans chacun de ces ilots, se sont ainsi fusionnées, d'une façon générale, deux ou trois paires de noyaux, entourés par les autres non appariés (fig. 23, f). Ces derniers dégénèrent ultérieurement sur place, servant uniquement, semble-t-il, à la nutrition des premières.

BURGEFF (1913) (1) et BAIRD (1924) n'ont pas vu la fusion nucléaire chez le *Phycomyces nitens*, KEENE (1919), dont l'étude était très complète, l'a décrite et ce dernier auteur a vu, en plus, une zonation de structure au moment de l'apparition de l'endospore, les noyaux de fusion se trouvant, ainsi, tout à fait au centre. MOREAU (1913) a combattu avec raison cette même notion à propos du *Sporodinia grandis*. Chez le *Phycomyces nitens*, si, pendant un certain temps, le protoplasme forme dans la région pariétale une couche plus dense, cela n'a aucune relation avec les phénomènes karyogamiques qui se réalisent un peu partout à l'intérieur des zygosporos.

Nous avons retrouvé également, mais seulement dans les zygosporos âgées de cette espèce des globules volumineux et parfaitement lisses, désignés par KEENE sous le nom de « red staining bodies ». Ces globules, occupant le réticulum protoplasmique et ressemblant, à certains égards, les noyaux de grandes dimensions, remplissent probablement la fonction des matériels de réserve (fig. 23, g).

*
**

Les lignes que nous venons d'écrire et qui nous permettent de confirmer et de compléter les observations bien connues de DANCEARD et de MOREAU, nous démontrent l'unité structurale des zygosporos, sans qu'on voie de différences entre les Mucorinées homothalliques et les Mucorinées hétérothalliques, ni entre les Mucorinées isogamiques et les Mucorinées hétérogamiques.

(1) BURGEFF a décrit en outre que, chez une variété de ce *Phycomyces*, les noyaux sont rangés par paires dans la région pariétale et se fusionnent, en nombre variable, un peu avant la germination des zygosporos.

Sans reprendre les détails qui varient d'une espèce à une autre, nous pouvons nous résumer en mettant en évidence quelques stades communs à presque toutes les zygosporos. Rappelons notamment que :

1° Dans les gamétanges, les noyaux, peu différents des noyaux ordinaires, s'entassent contre la paroi mitoyenne qui disparaît ensuite ;

2° Les noyaux, mis en présence dans les jeunes zygosporos, augmentent généralement en nombre, par la mitose répétée, et en même temps en taille ;

3° Il se passe alors un temps assez long pendant lequel l'épisporos s'épaissit et les noyaux se fusionnent au fur et à mesure qu'ils se rencontrent ;

4° Les noyaux de fusion continuent parfois à augmenter leurs dimensions, pendant que les autres, n'ayant pas trouvé à s'unir, dégénèrent.

Telles sont, dans leurs grands traits, les phases essentielles de l'évolution nucléaire chez les zygosporos. Les gamétanges, renfermant des gamètes non dissociés et tous utilisables, ne diffèrent guère, dans leur structure, des filaments ordinaires. Ils sont continuellement alimentés par les suspenseurs, dans lesquels les courants protoplasmiques sont particulièrement intenses, et peuvent produire, par conséquent, comme nous avons dit, des filaments mycéliens par prolifération. Il est probable, d'autre part, que la mitose commence dès le début de la formation des gamétanges chez certaines espèces telles que le *Sporodinia grandis* ; mais, dans la majorité des Mucorinées, la division nucléaire qui précède la fécondation n'a lieu qu'après la fusion gamétangiale. Dans le premier cas, les noyaux des deux gamétanges, déjà très nombreux lorsque la membrane séparatrice vient de disparaître, se mélangent plus difficilement et on voit que les courants protoplasmiques, qui facilitent probablement cette opération, apparaissent. Dans le deuxième cas, même lorsque les zygosporos sont très grandes et les noyaux très petits, comme chez le *Phycomyces nitens*, on ne voit pas de pareils courants naître dans la communication des deux gamétanges ; les noyaux des deux sexes s'entassent d'abord dans la jeune zygosporos, puis se mélangent à la suite de l'ac-

croissement de cette dernière, et aussi grâce à la mitose qui pousse les uns vers les autres les noyaux naissants.

On peut distinguer, de même, chez les Mucorinées, certaines différences dans le mode de fusion nucléaire. DANGEARD a remarqué que, chez le *Sporodinia grandis*, les noyaux se groupent en paquets après leur fusion. Nous avons observé le même phénomène chez le *Phycomyces nitens*, mais seulement avant la phase karyogamique. Il semble que les zygosporos à grandes dimensions et à noyaux très petits ont une disposition nucléaire particulière. Mais chez le *Dicranophora fulva*, les noyaux, bien qu'ils remplissent les mêmes conditions, ont cependant, avant et après la fusion, une distribution uniforme, de même pour certains *Absidia* à zygosporos de grandes dimensions.

Ces variations des caractères, d'une importance sans doute secondaire, ne correspondent pas, comme nous le voyons, à la différence de taille des zygosporos ou des noyaux chez les différentes Mucorinées. Il nous est impossible, d'autre part, d'établir les différences entre les zygosporos unisexuelles (*Mucor Mucedo*) ou les zygosporos hermaphrodites, toutes les deux possédant des caractères cytologiques identiques.

Le cycle évolutif d'une Mucorinée comprend donc, comme disait MOREAU (1913), deux phases fort inégales : une phase diploïde qui n'a lieu que dans la vieille zygosporos et une phase haploïde très étendue comprenant les thalles végétatifs qui se succèdent par la voie asexuée et les gamétophores. Les noyaux des gamétanges sont identiques aux noyaux ordinaires et la réduction chromatique, qui, soupçonnée par MOREAU, puis établie, chez un *Phycomyces*, par BURGEFF, se fait dans les zygosporos germantes, paraît être la conséquence de la fusion nucléaire.

II. — QUELQUES CAS PARTICULIERS DE L'ÉVOLUTION NUCLÉAIRE CHEZ LES ZYGOSPORES

En les opposant aux zygosporos normalement constituées, nous citons ici rapidement quelques cas particuliers de l'évolu-

tion nucléaire des zygosporos, cas qui ne se conforment pas aux règles générales précédentes.

Il va sans dire que les phénomènes cytologiques que nous venons d'étudier chez les zygosporos peuvent être modifiés plus ou moins profondément suivant l'état de développement de l'individu ou l'influence des facteurs externes. Car il arrive parfois que la figure de conjugaison nucléaire se réalise déjà avant que la membrane mitoyenne soit complètement disparue ou bien que les noyaux s'accroissent déjà dans les jeunes gamétanges, etc. Nous ne citons ici que les cas les plus évidents.

1° Les zygosporos dans lesquelles les noyaux ne se fusionnent pas : — Il n'est pas rare de rencontrer, presque chez toutes les espèces étudiées, cultivées dans les mauvaises conditions, des zygosporos ne possédant pas les noyaux de fusion quoiqu'elles atteignent parfois la taille à peu près normale. Cela est dû probablement à ce que ces zygosporos sont remplies précocement de substances de réserve et de nombreux noyaux se résorbent avant d'arriver en fusion. Ces zygosporos fonctionnent, dans une certaine mesure comme des azygosporos ou des chlamydosporos.

2° Les zygosporos à apparence d'azygosporos : — Il est souvent très difficile, comme nous l'avons dit, de distinguer extérieurement les zygosporos des azygosporos doubles. La plupart de ces dernières ne sont, en réalité que des zygosporos résultant d'une fusion incomplète. Les cas observés chez *Mucor hiemalis*, *M. Mucedo* ou *Sporodinia grandis* démontrent la structure régulière de ces zygosporos, pourvues de noyaux de fusion et de noyaux de dégénérescence (fig. 24, *c* à *d*). Parfois, le passage qui fait communiquer les deux compartiments est tellement étroit qu'il ne laisse circuler, semble-t-il, qu'une faible partie des noyaux ; mais le nombre de noyaux fusionnés en est, cependant, aussi grand que chez les zygosporos normales.

Chez le *Sporodinia grandis*, nous avons vu que les deux parties d'une telle zygospore, communiquant par un passage très étroit, possèdent chacune séparément leur protoplasme qui ne se mélange pas, bien que le contenu d'un gamétange s'intro-

duit légèrement dans l'autre, mais se sépare de ce dernier par un sillon. On ne saurait s'étonner de voir ici que le phénomène nucléaire se passe comme chez les zygosporés ordinaires, car, même chez les espèces hétérothalliques, on peut croire aussi, comme disait MOREAU (1913), à « la possibilité de fusion entre les noyaux appartenant à un même gamétange ».

3° Les zygosporés qui se continuent avec les suspenseurs : — Nous avons dit précédemment (Cf. Chapitre II) que, dans le cas d'absence de la membrane tympanique, les suspenseurs, tout en conservant presque leur forme primitive, se revêtent des couches caractéristiques de la membrane de zygosporés. Chez le *Zygorhynchus*, une couche dans cette région transformée démontre la continuation de structure de cette dernière avec le corps principal de zygosporés (fig. 23). Les noyaux de fusion se répandent partout et existent aussi dans la portion des suspenseurs à membrane épaissie. Dans un stade avancé, ces noyaux fusionnés, qui persistent presque seuls, sont entourés de matières de réserve ; l'épispore et l'endospore apparaissent successivement et suivent la forme et la sinuosité des suspenseurs. Il en est de même dans les suspenseurs et les filaments ainsi transformés du *Mucor hiemalis*, où l'on voit également cette sorte de corrélation de la transformation de la membrane et l'évolution nucléaire.

4° Les zygosporés qui offrent les caractères très accentués de l'hétérogamie : — Lorsque, chez le *Mucor hiemalis*, comme nous l'avons dit, les réactions sexuelles des races différentes n'aboutissent pas toujours à la formation des zygosporés régulières, un des gamétanges grandit souvent seulement et acquiert la structure normale de son épispore, tandis que l'autre conserve la forme primitive dont les membranes restent minces et ne se noircissent que légèrement. D'autres fois, les deux gamétanges se développent en prenant la forme des azygosporés doubles, mais dont l'une reste plus petite que l'autre,

Les examens attentifs démontrent qu'une telle zygospore résulte d'un mode particulier de la conjugaison gamétangiale. Le contenu d'un des compartiments sexuels passe dans l'autre,

au moins partiellement. Mais cet échange cytoplasmique n'est pas réciproque, de sorte que le gamétange qui renferme les noyaux des deux sexes devient la zygospore, cette dernière évoluant normalement. L'autre gamétange, du côté opposé, ne possédant pas les noyaux émigrés, se vide plus tard, probable-

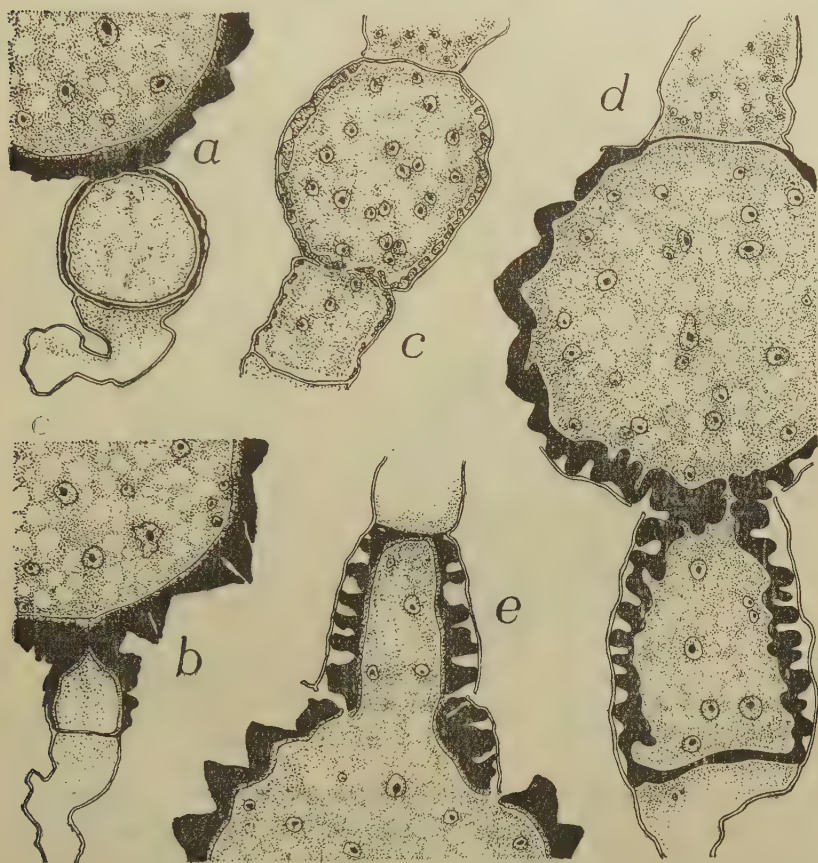


Fig. 24. — *Mucor hiemalis* : mode particulier du développement des zygospores.

a, b, l'un des gamétanges se développe seul en zygospore après avoir reçu le contenu de l'autre, avec, on le voit nettement en *b*, le passage obstrué ; noyaux de fusion (gross. 1.000).

c, d, e, les zygospores en forme d'azygospores opposées ; noyaux de fusion (gross. 1.000).

ment par dégénérescence ; ses propres noyaux, s'il les possède encore, disparaissent également. Le passage vestigiel s'obstrue parfois à la suite du développement exagéré de l'épispore (fig. 24, *a* et *b*).

Ces zygospores sont formées, comme nous l'avons dit, toujours aux dépens du gamétange (+) et probablement seul le thalle qui les porte remplit la fonction de l'alimentation du produit sexuel.

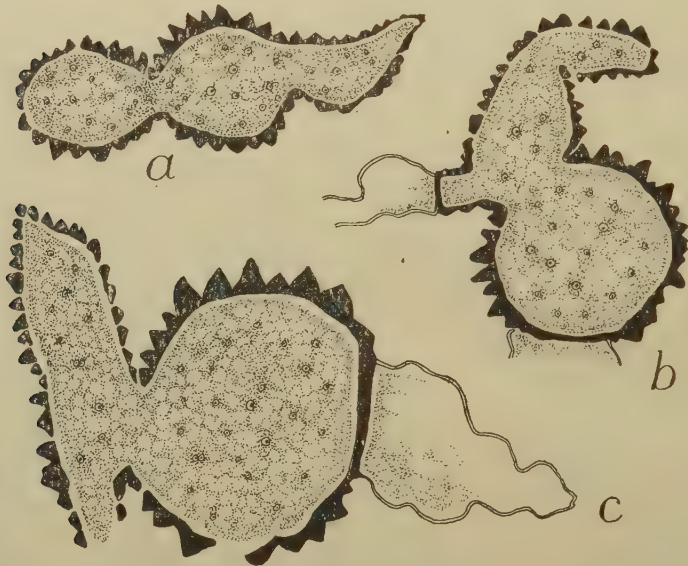


Fig. 25. — *Zygorhynchus Mølleri*, les zygospores qui se continuent avec les suspenseurs : les gamétophores du sexe mâle renfermant les noyaux de fusion (gross. 4.000).

Le caractère d'hétérogamie est ici, en apparence, très accentué. Il dépasse même ce qu'on voit chez le *Dicranophora* dont l'un des gamétanges, qui conserve aussi la forme primitive, est, néanmoins, en continuité avec l'autre et peut renfermer, quoique en nombre moindre, les noyaux de fusion. Mais, malgré ceci, le mode accidentel de la reproduction sexuelle que nous venons de constater chez le *Mucor hiemalis* n'empêche pas que, dans les zygospores normales de cette espèce, l'isogamie reste une règle générale.

CHAPITRE II

PHÉNOMÈNES NUCLÉAIRES CHEZ LES AZYGOSPORES

Il serait arbitraire de considérer, *a priori*, que les phénomènes décrits dans les chapitres précédents sont spéciaux aux zygosporos et que les produits parthénogénétiques sont caractérisés par l'absence de tout changement nucléaire.

La première recherche sur l'histoire des azygosporos, à ce point de vue, est celle de LÉGER (1897). Cet auteur a reconnu, dans ces organes, les mêmes phases de développement et la même constitution que dans les zygosporos, avec cette différence toutefois qu'il n'y a plus qu'une seule sphère embryonnaire au lieu de deux que renferment les zygosporos. Il conclut, d'autre part, que le fait essentiel dans la formation des zygosporos est, non pas l'anastomose des sphères embryonnaires, mais le développement et la présence de ces dernières, résultant de la fusion de nombreuses sphères embryogènes. Cette conception étant admise, les azygosporos seraient des œufs au même titre que les zygosporos.

DANGEARD (1903) a indiqué très rapidement que, dans les azygosporos du *Mucor fragilis* BAINIER, on ne rencontre ni conjugaison nucléaire, ni mitose, ni dégénérescence. Les azygosporos des Mucorinées sont donc des organes totalement différents des zygosporos.

En dehors des arguments de LÉGER, sans doute erronés, seules les observations de DANGEARD, quoique incomplètes, nous permettent de nous faire une idée sur ces organes unisexuels. Nous croyons par suite, qu'une nouvelle étude est encore nécessaire.

*
**

Il est déjà très difficile, comme nous avons dit, de distinguer par leur aspect extérieur, les azygosporos des zygosporos et,

par conséquent, presque impossible de les reconnaître, dans les préparations, même en série régulière, lorsqu'elles sont mélangées avec les zygospores. D'autre part, on hésite souvent sur la nature authentique des azygospores isolés; car ces dernières pourraient être confondues avec les zygospores ayant un suspenseur qui a été détaché à la suite de manipulations ou un suspenseur très rudimentaire.

C'est ainsi que, pour éviter ces confusions possibles, nous nous sommes adressé uniquement, dans le présent travail, aux azygospores doubles, mais séparables, chacune d'entre elles étant entourée complètement par la membrane verruqueuse.

Le triage des vraies azygospores se fait sous le microscope ou le binoculaire sur le matériel frais ou fixé. Chez certaines espèces, telles que le *Sporodinia grandis*, dont les œufs sont accompagnés de filaments stériles très abondants, il est facile de faire les opérations cytologiques directement sur le peloton des azygospores ainsi isolées; chez les autres, dont les zygospores sont petites et sont munies seulement d'un petit fragment de filament ordinaire, il convient, pour les réunir ensemble, de les enrouler auparavant, par exemple, dans un morceau de gélatine fondue ou dans un peloton des filaments étrangers. C'est sur ces amas contenant des azygospores déjà isolées que l'on opère ultérieurement.

Après ce triage, le nombre des azygospores est toujours restreint, leurs différents stades de l'évolution sont souvent incomplets et, de plus, les coupes ainsi faites ne sont pas toujours dans les directions voulues. Il convient donc de ne se faire une opinion que d'après les examens des coupes dans lesquelles on voit à la fois les deux azygospores contiguës, n'ayant entre elles aucune communication possible. Cette étude peut être facilitée parfois en s'adressant uniquement aux individus résultant des réactions des races ou des espèces différentes. Mais les azygospores de cette dernière catégorie ont malheureusement toujours une taille trop réduite et avortent généralement avant d'arriver à la maturation.

Il va sans dire qu'après ces multiples précautions qui endommagent fortement, ce qui est inévitable, le matériel déjà restreint, nous n'avons pas pu étudier, à ce point de vue, toutes

les espèces mentionnées précédemment. Ce n'est que grâce à des hasards heureux que nous avons réussi à mettre en évidence certains phénomènes exposés dans les lignes suivantes.

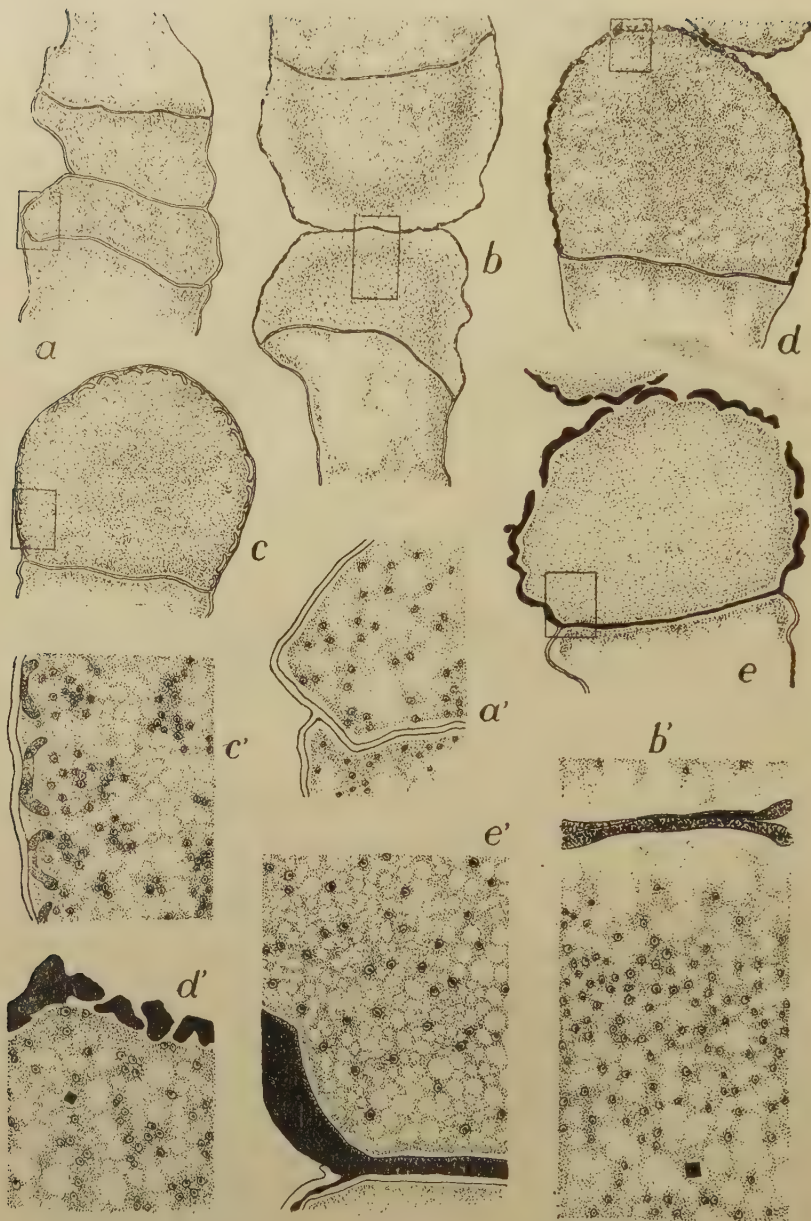
A. Espèces homothalliques.

L'étude de l'histoire nucléaire des azygospores chez les espèces homothalliques n'offre qu'un intérêt relativement restreint. Car, lorsque, comme nous l'avons démontré précédemment, la membrane tympanique vient séparer le gamétange du suspenseur qui peut renfermer les éléments des deux sexes, et lorsque le gamétange, chez certaines espèces au moins, peut donner de nouveau l'organe des deux sexes, il n'est point impossible que chacun de ces compartiments renferme deux sortes de noyaux, capables de se fusionner. On ne saurait pas étonner, ainsi, de rencontrer dans les azygospores une structure assez semblable aux zygosporos.

Le *Sporodinia grandis* n'offre, décidément, qu'un matériel médiocre pour l'étude cytologique. Les noyaux de fusion sont peu distincts des noyaux ordinaires et leur figure de karyogamie est difficile à lire. Mais grâce à une souche isolée dans les cultures à substratum fortement peptonisé et qui, comme nous l'avons dit, nous a fourni un très grand nombre d'azygospores, nous avons pu suivre tous les stades de la maturation de ces organes de reproduction.

Dans les jeunes gamétanges, les noyaux, très petits et régulièrement dispersés (fig. 26, *a* et *a'*), ne donnent, à aucun moment, l'aspect caractéristique que nous avons décrit à propos des zygosporos de cette espèce, ou ils se précipitent contre la paroi mitoyenne ; mais bien au contraire, on remarque souvent que les noyaux s'éloignent du côté où les enveloppes des deux azygospores contiguës sont en contact et tendent à se grouper dans la région centrale (fig. 26, *b* et *b'*).

Les mitoses ont lieu dans les jeunes azygospores. Le nombre de noyaux est considérablement augmenté. Puis, dans un protoplasme réticulaire et lorsque les ébauches d'épispore commencent à apparaître, on voit que les noyaux se rapprochent par



(Légende page suivante).

plusieurs dizaines, formant des groupes cependant peu serrés, ou bien se disposent par deux (fig. 26, *c* et *c'*). Il est difficile d'affirmer leur fusion, bien qu'on voie parfois des noyaux à nucléole nettement plus gros que les autres. Mais à un stade ultérieur, les noyaux sont en nombre sensiblement moindre et sont disséminés presque uniformément dans le protoplasme alors alvéolaire (fig. 26, *e* et *e'*). Leur figure perd plus tard la netteté à cause de coloration qui, dans les individus âgés, est toujours plus difficile à réussir. L'endospore apparaît, tout le contenu se transforme peu à peu en une masse en apparence homogène, bourrée de matières de réserve.

Sauf la présence des courants protoplasmiques qui suivent, chez les zygospores, la régression de la membrane mitoyenne, il nous est impossible de trouver une autre différence dans la transformation nucléaire entre ces derniers organes et les azygospores.

Chez les *Zygorhynchus*, quelques azygospores médiocres, provenant des cultures au glucose concentré, ne nous ont pas fourni tous les stades voulus et leur étude est ici incomplète. Celles qui se forment aux dépens du gamétange du petit tympan ont leur contenu souvent dégénéré, tandis que celles du sexe opposé renferment généralement des noyaux dont la taille et le nombre sont sensiblement plus élevés que ceux du jeune gamétange. Dans ces azygospores qui se remplissent de bonne heure de globules huileux, aucune figure de fusion nucléaire n'a été observée.

Fig. 26. — *Sporodinia grandis* : les différents stades du développement des azygospores. — Les rectangles dessinés sur les figures *a* à *e* (gross. 240) correspondent respectivement aux figures *a'* à *e'*, dessinées à une échelle plus élevée (gross. 1.000).

a, *a'*, jeunes gamétanges : noyaux en nombre moins élevé que dans les stades suivants.

b, *b'*, jeunes azygospores : augmentation des noyaux en nombre.

c, *c'*, azygospore plus âgée : noyaux se rapprochant en groupes.

d, *d'*, azygospores de stade plus avancé : certains noyaux se disposent par paire.

e, *e'*, azygospores âgées : le nombre des noyaux est sensiblement diminué.

B. Espèces hétérothalliques.

L'histoire des azygospores chez les espèces hétérothalliques offre un intérêt particulier. En considérant le caractère unisexual des gamétanges issu des thalles dioïques, on attend, théoriquement, dans les azygospores, des phénomènes nucléaires totalement différents de ceux des zygozspores. Mais les observations suivantes nous font voir que les choses se passent autrement.

Chez le *Mucor Mucedo*, une quantité restreinte d'azygospores ont été seulement étudiées. L'histoire de ces dernières n'est donc pas établie complètement. Dans ces azygospores, généralement de taille faible et revêtues d'une épispore rudimentaire; nous n'avons trouvé aucune figure de fusion nucléaire; mais les noyaux sexuels ont leur nombre augmenté et leur taille plus élevée que ceux du jeune gamétange, tout comme chez les zygozspores de même stade.

Grâce à d'heureuses combinaisons des races différentes, nous avons obtenu, chez le *Mucor hiemalis*, de très nombreuses azygospores qui nous ont permis de suivre, d'une façon à peu près complète, toutes les phases des changements nucléaires.

Dans le début de la formation des gamétanges, les noyaux, comme chez les zygozspores, restent très petits, dispersés dans le contenu tout entier (fig. 27, *b*). On ne voit pas qu'ils se concentrent contre la paroi mitoyenne; par contre, ils se rassemblent souvent au centre du gamétange en laissant un espace libre à la partie périphérique en s'éloignant de l'enveloppe encore membraneuse (fig. 27, *a*).

L'épispore commence à apparaître et, dans le protoplasme creusé irrégulièrement de vacuoles plus ou moins larges, les noyaux agrandissent leur taille; la membrane nucléaire devient plus nette et les nucléoles plus distincts (fig. 27, *c*). L'épaississement de l'épispore et la croissance des noyaux se font graduellement tout comme chez les zygozspores.

Dans la plupart des cas, les azygospores restent toujours plus petites que les zygozspores, et, en même temps, le noircissement de leur membrane est moins intense; l'évolution nucléaire s'arrête souvent à la phase que nous venons de

décrire. Les azygospores sont pourvues d'une quantité plus ou moins élevée de noyaux à nucléole grand et distinct (fig. 27, *d* et *e*). Sans pouvoir parvenir au stade où l'on observe la fusion nucléaire chez les zygosporés, le protoplasme est déjà chargé en grande abondance de substances de réserve qui rendent difficile à observer la figure des noyaux. Certains de ces derniers dégèrent parfois en donnant l'aspect des vésicules creuses.

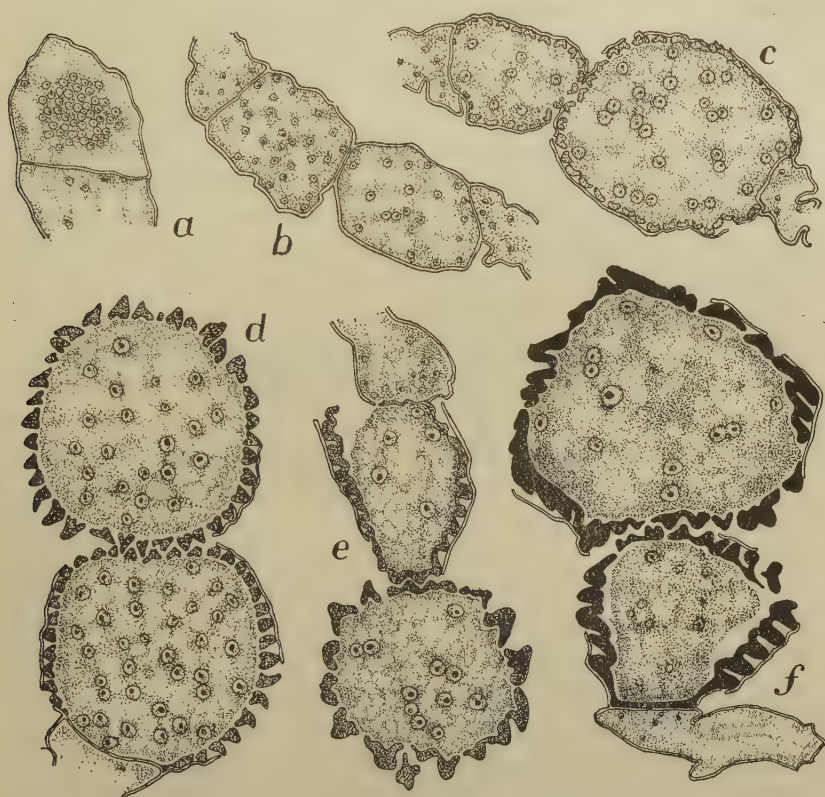


Fig. 27. — *Mucor hiemalis* : les différents stades du développement des azygospores (gross. 4.000)

- a*, *b*, gamétanges ; les noyaux se concentrent au centre du gamétange (*a*).
c, jeunes azygospores : les noyaux augmentent de taille.
d, *e*, azygospores plus âgées : les noyaux sexuels ont un aspect très différent de celui des noyaux ordinaires qu'on voit dans les suspenseurs.
f, azygospores âgées : noyaux appariés, noyaux de fusion et de dégénérescence.

En constatant ces faits, il nous semble possible de conclure que, dans les azygospores d'espèces hétérothalliques, le phénomène caractéristique est celui de l'absence de fusion nucléaire. Mais dans les mêmes stades où l'épispore reste encore rudimentaire, les zygosporos, alors assez jeunes, n'ont pas, non plus, entré dans la phase de karyogamie.

Mais si on vient à observer les azygospores qui continuent à se développer et atteignent une taille assez élevée, on assiste à un phénomène comparable à celui qu'offrent les zygosporos.

En effet, dans une azygospore assez avancée, garnie extérieurement d'épines bien constituées, saillantes et intensément noircies, les noyaux, pour la plupart, sont entrés en dégénérescence. Parmi eux, il y en a d'autres, en nombre restreint, qui se fusionnent. Ces derniers, comme chez les zygosporos, ont une taille plus élevée, ainsi que le nucléole qu'ils renferment (fig. 27, f).

Le protoplasme se condense alors en laissant de larges alvéoles occupés par les globules huileuses et, lorsque l'endospore apparaît, le nombre de noyaux se montre relativement peu élevé.

Une telle azygospore offre, par la présence des noyaux de taille différente, l'aspect caractéristique qu'on observe dans les zygosporos.

Le *Phycomyces nitens* ne donne que des azygospores excessivement rares. Nous avons pu étudier seulement quelques individus bien développés dont nous avons décrit, entre autres, deux spécimens dans le deuxième chapitre.

La couche charbonneuse est déjà assez épaisse et d'un noir intense. Dans le protoplasme réticulo-alvéolaire, les noyaux, comme chez les zygosporos, sont groupés par quinzaine ou davantage, formant çà et là des amas caractéristiques, alors qu'on en voit très peu dans l'espace assez grand qui les sépare.

Aussi comme chez les zygosporos, mais moins fréquemment, on voit, dans ces agglomérations nucléaires, des noyaux qui ont une taille plus élevée et un nucléole plus visible. En les comparant avec ceux des zygosporos, nous sommes obligés de

reconnaitre leur identité avec celle des noyaux de fusion. Ces noyaux sont aussi entourés d'autres de taille plus faible. Mais les matériaux restreints ne nous ont pas permis de conclure si les noyaux de cette deuxième catégorie subissent ou non ultérieurement la dégénérescence.

Les corps globuleux et lisses, que nous avons rapportés précédemment au « red staining bodies », ont été retrouvés assez abondants dans les azygospores.

Chez l'*Absidia glauca*, certaines azygospores, provenant des cultures sur milieux fortement peptonisés, n'offrent rien de particulier, sauf que les noyaux sont plus nombreux que dans les jeunes gamétanges. Tandis que dans les azygospores médiocres et chétives de l'*A. cylindrospora*, issues de la réaction imparfaite de cette espèce et de l'*A. glauca*, on ne voit ni le grossissement de noyaux, ni la mitose, ni la fusion; elles offrent plutôt l'aspect des chlamydospores.

C. Etude comparative entre les zygosporos et les azygosporos.

Après avoir passé en revue les azygosporos de quelques espèces des Mucorinées, nous voyons que ces organes parthénogénétiques se comportent, le plus souvent, comme des zygosporos avortées. Et il est parfois difficile de trouver entre ces deux sortes d'organes reproducteurs des caractères distinctifs dans leur structure.

Nous avons démontré, à propos des zygosporos que l'évolution nucléaire est caractérisé, par plusieurs stades, constants pour toutes les espèces étudiées. Or, ces stades, sauf le début, se retrouvent plus ou moins chez les azygosporos.

D'abord, dans les gamétanges des zygosporos, les noyaux, comme les noyaux végétatifs, primitivement dispersés, se groupent ensuite contre la paroi mitoyenne. Chez les azygosporos, ils se distribuent toujours dans le contenu tout entier et ont quelquefois la tendance à se rassembler au centre du gamétange (*Sporodinia grandis*, *Mucor hiemalis*).

En second lieu, chez les zygosporos, la mitose commence

dès le début de la formation du gamétange (*Sporodinia grandis*) ou après la dissolution de la membrane mitoyenne (la plupart des Mucorinées). Chez les azygospores, contrairement à l'opinion admise, l'augmentation du nombre des noyaux indique aussi l'existence de la mitose.

Chez les azygospores comme chez les zygosporos, les noyaux grandissent en même temps qu'ils se multiplient.

Les figures qui rappellent les noyaux de fusion et en fusion ont été observées chez les azygospores du *Mucor hiemalis* et du *Phycomyces nitens*. Nous n'affirmons pas que le même phénomène a lieu chez le *Sporodinia grandis* quoique nos observations indiquent cette possibilité. Nous ne l'avons point vu, en effet, chez les autres espèces étudiées; mais il convient d'avouer que, dans les mêmes stades où les azygospores de ces espèces ont été observées, les zygosporos, elles non plus, n'entrent pas encore dans la phase karyogamique.

Il nous semble, ainsi, dans les azygospores comme dans les zygosporos, que les divisions progressent avec le volume de l'organe reproducteur et les fusions vont visiblement de pair avec l'épaississement de l'enveloppe protectrice.

*
* *

Etant ainsi établie la ressemblance de structure de zygosporos et d'azygosporos, on se demande si ces dernières sont sexuelles au même titre que les zygosporos.

Plusieurs points sont à envisager dans cette question.

D'abord, si, chez les zygosporos, le phénomène de la mitose précède toujours la karyogamie, il n'est pas la conséquence de la fusion du protoplasme des deux sexes. On ne saurait s'étonner de le trouver dans les azygosporos, puisqu'on le voit déjà dans les gamétanges normaux du *Sporodinia*. De même l'augmentation des dimensions des noyaux dans les azygosporos est due probablement, comme dans les zygosporos, à une meilleure nutrition de ces organes; ceci n'est pas, en effet, nécessairement lié aux caractères sexuels, car on l'a déjà rencontré dans les autres circonstances, comme, par exemple, dans la structure de certains champignons pendant la fermentation alcoolique (MOLLIARD et MATRECHOT).

Quant à la fusion nucléaire, son existence dans les azygospores chez les espèces homothalliques permettrait d'imaginer un début possible d'autogamie (parthénogamie ou parthénomixis suivant les auteurs), réalisée si couramment chez les champignons supérieurs. D'ailleurs il n'est point impossible que chaque gamétange de ces espèces puisse renfermer les éléments des deux sexes, si on constate que, comme nous l'avons démontré, ces gamétanges sont capables, chez certaines espèces au moins, de fournir les organes des deux sexes par régénération. De même, si la germination des azygospores ne fournit, selon BLAKESLEE, qu'un thalle affaibli qui meurt bientôt, il serait téméraire de considérer ceci comme la conséquence de l'absence d'éléments d'un des sexes dans les thalles ordinairement hermaphrodites.

Mais le même phénomène se retrouve également chez les espèces hétérothalliques et, de là, pour nous placer à un autre point de vue, les trois hypothèses suivantes sont possibles :

Ou bien, ces azygospores auraient primitivement les deux compartiments en relation, par un passage très étroit, comme nous l'avons décrit précédemment, et ce passage aurait été obstrué à la suite du développement de l'épispore, les deux loges redevenant alors isolées et séparables.

Ou bien la karyogamie observée dans ces conditions est sans rapport avec la sexualité, comme celles que MOREAU (1911) a rencontrées dans la columelle du *Rhizopus nigricans* ou comme HENKEL en a observé (1905-1906) dans l'intérieur des chlamydospores du *Mucor*, LUTZ (1921), dans les chlamydospores, également, du *Penicillium*. Ces noyaux, comme l'élaïoplaste de KEENE (1914), vésicules à plusieurs nucléoles (dans l'ascogone) de RAMLOV (1915), résultant tous de fusion nucléaire, serviraient probablement de matières de réserve.

Ou encore, et invraisemblablement, les thalles unisexuels, dérivés probablement des thalles hermaphrodites, comme l'indique l'expérience de mutation de BLAKESLEE (1916), seraient potentiellement homothalliques, comme disait LENDNER (1908) à propos de l'*Absidia Orchidis* ou comme le cas d'*A. glauca* var. *paradoxa* de NAMYSLOWSKI (1910). Les azygospores renfermeraient encore l'excédent d'énergie du sexe opposé au sien et

l'acte de karyogamie préparerait ici le retour de la phase diploïde (1).

En somme, il nous est encore impossible à l'heure actuelle de nous prononcer, sans idée préconçue, entre ces différents points de vue. Etant donné que la karyogamie dans les zygosporos marque, d'une façon régulière un épisode de l'évolution nucléaire, il est possible que la présence du même phénomène dans les azygosporos, parallèles aux zygosporos dans le temps et dans l'espace, révèle également la signification sexuelle. Mais il est également possible que la nature particulière des azygosporos, riches en substance de réserve et à protoplasme moins hydraté, comme dans les chlamydosporos, peut exercer une certaine influence, d'ordre chimique surtout, sur le phénomène d'évolution nucléaire dans les azygosporos de la même façon qu'elle provoque, comme on l'a signalé, la karyomixie dans les chlamydosporos. Nous croyons donc qu'il est arbitraire d'arrêter notre opinion sur ces points en considérant les azygosporos comme étant sexuelles au même titre que les zygosporos.

(1) Nous devons mentionner le cas annoncé par VUILLEMIN (1901) chez les azygosporos de *Entomophthora gleospora* dans lesquelles l'éminent savant décrit une série de quatre bipartitions suivie d'une série égale de fusions nucléaires. Ce bel exemple d'apogamie, compensée par l'endocaryogamie, ressemble à ce que nous venons de décrire chez les Mucorinées. Ces azygosporos n'ont pas été, cependant, considérées par VUILLEMIN (1908) comme homologue du produit de la fusion d'organes sexuels extérieurement différenciés.

CHAPITRE III

HISTOIRE DU CYTOPLASME ET DES MEMBRANES DES ZYGOSPORES

Nous nous proposons d'exposer dans ce chapitre certaines observations complémentaires sur le cytoplasme et les membranes des zygospores.

I. — CONSTITUTION MORPHOLOGIQUE DU CYTOPLASME DES ZYGOSPORES

De nombreux savants, tels que MATRUCHOT, ARTHUR, DANGEARD, etc., ont abordé la question de la constitution cytoplasmique chez les Mucorinées, surtout dans les filaments mycéliens, plus favorables à ce genre d'étude. Quoique les résultats s'appliquent aussi aux zygospores, la structure particulière de ces organes de reproduction et de conservation méritent une attention spéciale.

Diverses substances ont été signalées, à ce point de vue, dans les zygospores par VAN TIEGHEM, MOREAU, etc. Si nous résumons nos connaissances relatives à cette question, nous pouvons dire que les zygospores renferment d'abord un protoplasme dense et homogène (LÉGER), réticulé, puis alvéolaire, dans les matériels fixés (DANGEARD, MOREAU, etc.), pourvu d'un grand nombre de granulations métachromatiques et mitochondriales (MOREAU); puis les cristalloïdes de mucorine apparaissent précocement (LÉGER) ou tardivement (VAN TIEGHEM), en même temps que les globules huileux s'accroissent et se fusionnent en une seule masse centrale (LÉGER, KEENE, etc.).

Les phénomènes se passent en réalité d'une façon plus com-

pliquée. Une nouvelle tentative pour compléter ces données est encore à faire.

A. Substances oléagineuses.

Les substances oléagineuses, bien qu'elles existent dans toutes les parties du champignon, occupent une place prépondérante dans les vieilles zygospores où elles s'accumulent finalement en un globule unique, prenant place, par sa densité relativement plus faible, dans la portion supérieure des zygospores lorsque celles-ci tournent sur elles-mêmes.

On a considéré la présence de ces substances dans les filaments de champignons comme résultant de la dégénérescence du protoplasme (LABORDE, 1897, etc.), ou de la synthèse complexe par les substances albuminoïdes (PERRIER, 1905, etc.). Elles remplissent, en somme, le rôle de substances de réserve.

La nature de corps gras se démontre aisément par la réduction de l'acide osmique, par l'emploi du Rouge Soudan, par la légère saponification de Molisch ou l'action de l'éther, du chloroforme, etc. Cependant une partie de ces substances persistent même après la fixation de Regaud ou de Bouin et donnent sur les coupes ainsi préparées des réactions caractéristiques. Il paraît donc qu'il existe dans les zygospores un mélange de plusieurs substances oléagineuses.

L'apparition de globules graisseux dans les produits sexuels est plus ou moins précoce et surtout prématurée chez les individus développés dans les conditions défavorables; souvent alors que les gamétanges viennent de communiquer, ils se remplissent déjà de gros globules réfringents. Nos observations se limitent donc seulement aux zygospores qui évoluent normalement.

Résumons d'abord les phénomènes généraux observés chez toutes les espèces étudiées sur le vivant, traitées par la vapeur d'acide osmique ou par le Rouge Soudan. Les gamétanges et les jeunes zygospores renferment, sauf exception, de très fines granulations osmioréductrices, réfringentes et animées d'un

mouvement brownien. Ce sont les petits grains réfringents (1), que DANGEARD (1906) a mis en évidence dans les thalles des Mucorinées et des Saprolognées et que certains auteurs (AMATO, GUILLIERMOND), ont désigné sous le nom de granulations lipoides.

Ces granulations paraissent être l'origine des graisses dans les zygosporos avancées; car il existe entre elles et les grosses gouttes d'huile toutes les formes de transition. Comme ces dernières, les granulations osmioréductrices sont le siège d'un dépôt d'une substance rougeâtre carotinoïde qui, abondante dans les suspenseurs, est absente seulement dans les zygosporos normales.

Les globules huileux grossissent et se fusionnent à mesure que les zygosporos grandissent. Malgré la membrane qui noircit ensuite et empêche alors l'observation, on voit facilement qu'ils sont en état d'émulsion, rendant laiteux et opaque le contenu des zygosporos qui devient entièrement noir sous l'action des vapeurs d'acide osmique.

L'endospore apparaît. En décortiquant l'épispore, on voit que, à travers la membrane cartilagineuse, s'accroît la coalescence des globules graisseux; ceux-ci remplissent les larges alvéoles séparées par des cloisons protoplasmiques. Ce n'est que plus tard que toutes les masses huileuses se rassemblent en un seul corps central, baignant dans un liquide visqueux qui réduit également l'acide osmique après une action prolongée. La maturation des zygosporos est alors complète.

Tous ces stades sont également observés dans les zygosporos fixées au Flemming ou aux vapeurs d'acide osmique, avec, en plus, cet avantage qu'on lit dans les préparations certains détails intéressants et insoupçonnés. D'une façon générale, les zygosporos de grande taille laissent suivre plus facilement la transformation successive du cytoplasme que celles de taille réduite, dans lesquelles l'huile s'accumule plus rapidement.

Chez le *Mucor hiemalis*, le *M. racemosus* ou le *M. genevensis*, les jeunes zygosporos, de faible dimension, se trouvent entière-

(1) Désignés par cet auteur sous le nom de microsomes.

rement occupées par des granulations très fines, clairsemées et uniformément distribuées. Ces dernières grossissent graduellement et simultanément et se séparent alors par des réseaux protoplasmiques de plus en plus minces. Il en est de même pour les *Zygorhynchus* ou les *Absidia*.

Chez le *Mucor Mucedo*, dont les zygospores atteignent une taille assez élevée, les granulations très fines, souvent inaperçues dans un protoplasme réticulé, existent déjà dans les jeunes gamétanges ou dans les jeunes zygospores, quoiqu'en même temps elles sont plus nombreuses dans la région tympanique du suspenseur. Le grossissement des globules huileux commence généralement par la couche pariétale en s'étendant vers le centre et chaque goutte se trouve logée dans une alvéole formée par le protoplasme condensé, contenant le corps nucléaire. Les vacuoles disparaissent peu à peu et tout le contenu de la zygospore se trouve alors envahi par les gouttelettes oléagineuses; celles-ci se fusionnent par coalescence et se condensent surtout vers le centre du zygospore où elles se réfugient finalement.

Chez le *Phycomyces nitens*, ces substances s'accumulent aussi d'abord dans la périphérie alors que le centre est encore à l'état de fines granulations (fig. 28, *d*). Plus tard, cette dernière partie est également remplie de grosses gouttes, surtout après l'apparition de l'endospore. Dans les zygospores âgées, on voit encore le protoplasme avec les noyaux nets au voisinage de l'endospore, tandis que le centre est surtout occupé par les masses de l'huile.

Les autres espèces à grandes zygospores se comportent plus ou moins de même. Nous n'insistons pas.

Les observations ci-dessus, sur les matériaux fixés ou non, nous démontrent que les substances oléagineuses existent dès le début jusqu'à la fin de la maturation des zygospores, en commençant par les granulations osmio-réductrices, qui grossissent et s'étendent vers la région centrale.

DANGEARD (1916) a démontré pour la première fois que les substances oléagineuses des Mucorinées naissent directement dans le protoplasme, notion qui a été étendue plus tard à

tous les Thallophytes. Dans les zygospores, nous n'avons vu aucune relation entre le chondriome et l'huile et il est bien possible que cette dernière se superpose aux granulations réfringentes connues sous le nom de microsomes.

Nous ne connaissons pas, d'autre part, la signification exacte des élaïoplastes ou « oil bodies » que Miss KEENE (1914, 1919) a signalés dans les zygospores. On sait que chez les végétaux verts, l'élaïoplaste a pour POLITIS (1911) une origine nucléaire, ou bien, qu'il provient d'une agglomération de globules graisseux, élaborés par le chloroplaste, comme disait KOZLOWSKI (1921), ou encore, selon GUILLIERMOND (1922), d'un rapprochement de globules graisseux. Miss KEENE croit que, dans les zygospores du *Sporodinia grandis*, les noyaux n'ont pas pris part à la karyogamie, sont digérés par l'élaïoplaste que l'auteur assimile aux sphères embryonnaires de LÉGER, aux corpuscules métachromatiques de DANGEARD et aux noyaux copulateurs de LENDNER. En suivant les stades successifs de la formation de l'huile, nous n'avons vu à aucun moment l'existence d'un tel plaste dans les zygospores, nous n'avons pas observé, non plus, dans les zygospores de *Phycomyces nitens*, la transformation de ces corps en « reticulated oil plastid » assumant l'apparence d'une structure cellulaire. Il est possible que Miss KEENE ait fait la confusion avec les cristalloïdes de mucorine à angles arrondis et à arêtes émoussées. D'autre part, dans une zygospore mûre, lorsque les noyaux sont inclus dans une couche de protoplasme dense ou riche en graisses, on peut croire avoir sous les yeux des organes ayant une fonction spéciale.

B. Métachromatine.

Il est relativement facile de rechercher dans les jeunes zygospores de faibles dimensions la métachromatine ou les corpuscules résultant de sa précipitation sans avoir recours aux matériaux fixés sauf pour les zygospores mûres.

L'emploi des colorants vitaux (rouge neutre, bleu de Crésyl, etc.) nous fait connaître que les gamétanges ou les jeunes zygospores se comportent à peu près comme les filaments mycéliens sur les formations métachromatiques desquelles DAN-

GEARD (1916) a donné déjà quelques précisions. Les corpuscules métachromatiques prennent naissance dans les vacuoles qui sont relativement peu nombreuses par rapport à celles du mycélium et colorées, par exemple, par le bleu de Crésyl en rose violacé, tandis que le protoplasme reste incolore. Ces corpuscules sont plus ou moins nombreux dans chaque vacuole et, dans la même vacuole, nous avons vu qu'ils apparaissent, puis disparaissent peu après.

Dans les jeunes gamétanges, les vacuoles sont toujours plus ou moins arrondies, exceptionnellement canaliculées comme dans le mycélium ; elles sont généralement plus larges et plus nombreuses en s'éloignant de la région mitoyenne où le protoplasme est plus compact. D'autres fois, le contenu du gamétange reste dense, renfermant des vacuoles très fines, pourvues chacune presque toujours d'un seul granule métachromatique ; ou encore une vacuole très large occupe le gamétange tout entier qui s'arrête très probablement dans son développement.

Après la communication des deux compartiments, les vacuoles passent dans la jeune zygospore où elles sont, d'une façon générale, uniformément distribuées. Ses réactions avec les colorants deviennent plus énergiques. Les zygospores dans lesquelles les vacuoles prennent une grande place semblent être des individus avortés.

Ces faits ont été observés chez plusieurs Mucorinées à zygospores de dimensions faibles ou chez les *Absidia*, lorsque les membranes de leurs gamétanges ne sont pas trop pigmentées (dans les cultures sur la carotte par exemple). Chez le *Dicranophora*, les vacuoles, visibles seulement dans les jeunes ampoules copulatrices, occupent une place plus étendue et sont très nombreuses.

Les jeunes zygospores se revêtent bientôt d'une membrane épaisse. La suite de l'évolution vacuolaire devait dès lors être recherchée par la méthode de précipitation.

Bien que les granulations chromophiles soient dissoutes en partie par les fixateurs (alcool, fixateur de Bouin) et paraissent être plus clairsemées, il n'est pas moins certain que la quantité de métachromatine augmente avec l'âge de la zygospore.

Chez le *Mucor Mucedo*, les jeunes zygospores, traitées par le bleu de Unna, n'offrent rien de particulier. Comme dans la coloration vitale, le protoplasme, finement réticulé, à cause de nombreuses vacuoles, renferme de très fines granulations métachromatiques. Ces dernières grossissent plus tard en même temps que les vacuoles s'élargissent (fig. 27, c). Très fréquemment, elles forment des vésicules creuses au centre et plus colorées vers le contour externe, épousant, avec plus ou moins de fidélité, la forme des vacuoles. Lorsque la fusion nucléaire commence à être terminée, le sucre vacuolaire semble devenir plus épais, puisque les réactifs déterminent une précipitation en masses souvent assez grosses, uniformément distribuées dans le contenu des zygospores. Il en est de même pour les autres *Mucor*, les *Zygorhynchus* ou les *Absidia*.

Dans les zygospores du *Dicranophora*, les granulations métachromatiques sont d'abord très fines, uniformément distribuées dans le protoplasme réticulé (fig. 28, a). La concentration du suc vacuolaire se fait plus tard surtout au centre des zygospores. Les granulations précipitées sont un peu particulières, grosses, irrégulières et anguleuses (fig. 28, b). Il en est de même pour les zygospores du *Phycomyces* ou du *Sporodinia grandis* dans lesquelles la métachromatine se concentre surtout dans la région centrale.

Chez la dernière de ces espèces, les gamétanges renferment au début partout la même quantité de métachromatine. Mais dès qu'ils entrent en communication, c'est dans les vacuoles qui accompagnent les courants protoplasmiques, apparus en ce moment, que la précipitation métachromatique est plus abondante, quoique, en cet endroit, les lacunes vacuolaires occupent une place assez restreinte par rapport aux autres régions. Il faut donc admettre que, à certains stades de l'évolution des zygospores, la concentration du suc vacuolaire est inégale. Cette disposition faciliterait le déplacement du protoplasme, phénomène très caractéristique chez le *Sporodinia*.

D'après les observations précédentes, nous voyons que l'évolution de l'appareil vacuolaire se fait, sauf des détails d'ordre secondaire, d'une façon analogue chez toutes les zygospores.



Fig. 28. — Eléments cytoplasmiques et enveloppe des zygospores (gross. 4.000).

- a, b, Dicranophora fulva* : corpuscules métachromatiques dans la zygospore jeune, *a*, et la zygospore âgée, *b* (les figures représentent les secteurs des coupes de zygospores).
c, Mucor Mucedo : corpuscules métachromatiques dans une zygospore assez jeune.
d, Phycomyces nitens : gouttelettes huileuses très denses dans la périphérie

Ces vacuoles, provenant des progamètes, renferment relativement peu de métachromatine dans les jeunes stades, mais en contiennent cependant en quantité plus élevée que dans les filaments mycéliens; leur précipitation augmente avec l'âge de la zygospore. La dessiccation du contenu protoplasmique accentue encore cette concentration, de même le rétrécissement de l'espace vacuolaire dans les zygospores mûres.

La métachromatine, apparaissant à l'état de solution colloïdale, servirait dans les zygospores à titre de matière de réserve. Comme pour les cristaux de mucorine, elle présente des réactions de matières albuminoïdes, se colore en rouge orangé avec le réactif de MILLON. Il est possible que, comme l'ont démontré WERMAL et SASUCHIN (1927), ces corpuscules sont constitués en partie par des substances protéiques.

C. Cristalloïdes de mucorine, etc.

Les recherches de VAN TIEGHEM, LÉGER, DANGEARD, MOREAU, ont démontré l'existence dans le protoplasme, pour les uns, dans les vacuoles, pour les autres, de nombreux cristalloïdes de mucorine. Ce sont, chez toutes les espèces étudiées dans le présent travail, des cristaux en forme de tétraèdre, simples, quelquefois associés ou maclés (fig. 28, e). Leur nature protéique se laisse voir assez facilement par les réactions caractéristiques de MILLON, de GUEZDA; certains autres réactifs présentent cet inconvénient qu'ils colorent tout le contenu des zygospores. Ces réactions sont d'autant plus difficiles que ces cristaux sont souvent enveloppés par un dépôt du suc vacuolaire, rendu

d'une zygospore adulte (la figure représente un secteur incomplet d'une coupe).

e, *Mucor Mucedo* : cristalloïdes de mucorine dans les gamétanges (en haut) et dans les zygospores adultes (en bas), cristalloïdes simples, associés et maclés.

f, *Mucor hiemalis* (zygospore très vieille) : les deux couches de l'épispore dont l'interne est encore soudée à l'endospore qui est fendue à son tour par la région médiane.

g, h, *Zygorhynchus macrocarpus* : la couche réticulée vue en face du grand tympan (g) et qui sépare l'endospore de l'épispore.

reconnaissable par l'action du virage de bleu de Unna. Mais ce dernier réactif n'a aucune action sur la mucorine elle-même, qui, telle qu'on le voit aussi fréquemment, peut rester bleue sous la même réaction.

Ces cristaux, qui ont ainsi une origine vacuolaire, apparaissent très précocement, même dans les jeunes gamétanges, mais n'augmentent en nombre et en dimensions que dans les zygospores. Ils débutent sous la forme de très fines granulations, avec les angles et les arêtes bien nets, caractères qui permettent seulement de les distinguer des corpuscules métachromatiques. Leur taille grandit rapidement (atteignant 7 à 8 μ chez le *Mucor Mucedo*) et leur forme géométrique s'efface dans les vieilles zygospores.

VAN TIEGHEM considère la mucorine comme un produit d'excrétion; par contre LÉGER admet que sa présence n'est pas nécessaire pour le développement des zygospores. Elle remplit, en somme, la fonction de matières de réserve, tout comme les substances oléagineuses.

Il existe, en outre, dans les zygospores une autre substance, le glycogène probablement. Cette substance, caractérisée par sa réaction avec l'eau iodo-iodurée, est d'ailleurs très abondante, selon GUÉGUEN, LAURENT, etc., dans les filaments mycéliens. Enfin dans le cytoplasme des jeunes zygospores, traitées selon la méthode de REGAUD et d'ALTMANN, on voit de nombreux corpuscules qui, répondant aux caractères morphologiques du chondriome, sont uniquement granuleux, jamais filamenteux comme on le trouve dans le mycélium. Leur agglomération, de plus en plus dense depuis les progamètes jusqu'au zygospore adulte, indique sans doute une concentration graduelle de plus en plus élevée du cytoplasme.

*
* *

Après avoir passé en revue les divers constituants cytoplasmiques des zygospores, nous voyons que :

1° Dans les zygospores, les éléments figurés ou de réserve naissent les uns directement du cytoplasme (graisses), les

autres, des vacuoles (métachromatine, mucorine), comme DANGEARD l'a déjà démontré dans le mycélium ;

2° Tous ces éléments, protoplasmiques ou vacuolaires, n'apparaissent pas dans les zygospores par la néoformation : ils proviennent des filaments ordinaires par l'intermédiaire des progamètes et des gamétanges, mais ils n'atteignent leur développement optimal que dans les produits sexuels.

A l'aide des données ainsi acquises, nous essayons de tracer ici, en termes généraux, l'histoire de la transformation cytoplasmique dans la maturation des zygospores.

Dans le jeune âge, la zygospore est surtout caractérisée par son activité nucléaire, le protoplasme est en apparence peu différent que celui des filaments ordinaires, sauf plus dense et plus homogène. En réalité, l'élaboration des matières de réserve continue progressivement, par exemple, les substances oléagineuses ne cessent jamais de s'accroître quantitativement.

Pendant et après la karyogamie sexuelle, la chromatisation du protoplasme s'intensifie, cela résulte sans doute d'un accroissement de matières de réserve. Le suc vacuolaire se dessèche et se concentre en donnant une quantité plus élevée de précipitations métachromatiques et de cristalloïdes protéiques : les globules huileux grandissent et se fusionnent par coalescence, en donnant au protoplasme un aspect alvéolaire.

Chez les zygospores de grande dimension, les substances oléagineuses progressent généralement de la région pariétale vers la région centrale, tandis que le contraire est réalisé par les substances métachromatiques. Cette inégalité de la transformation cytoplasmique a conduit souvent à l'interprétation de la zonation de structure, qui n'a cependant aucune relation avec le phénomène nucléaire.

Après cet état adulte, la zygospore entre dans une phase de sénescence. Le protoplasme, encore plus compact à cause de la place libre qui se restreint par la suite de l'accroissement de l'huile, existe seulement au voisinage des noyaux, se dépose à la surface de ces derniers et les entoure d'une couche épaisse en donnant dans leur ensemble une masse noirâtre sous l'action des colorants. A côté des noyaux qui dégénèrent, se creusent et se karyolysent, ceux qui résultent de la fusion persistent

seuls et souvent restent distincts assez longtemps au voisinage de l'endospore. D'autre part, les cristalloïdes perdent leur forme géométrique, les vacuoles se dessèchent, la métachromatine s'agglutine avec le protoplasme et les granulations qui répondent à la notion morphologique du chondriome se pulvérisent et finissent par cesser d'être visibles. Tout l'ensemble offre l'aspect que l'on a décrit sous le nom de dégénérescence protoplasmique.

Arrive enfin la phase finale où les globules huileux, résultant d'une partie du protoplasme dégénéré, accompagnent un liquide hyalin et visqueux qui représente probablement le reste du contenu des zygosporos : le protoplasme et l'appareil nucléaire et les produits vacuolaires. C'est sous ce dernier aspect que les zygosporos entrent finalement en repos (1).

II. — OBSERVATIONS COMPLÉMENTAIRES SUR LA MEMBRANE DES ZYGOSPOROS

Les zygosporos sont considérées, selon la théorie uniciste, comme des cellules nues, protégées par une membrane unique à structure hétérogène et à développement discontinu. En les comparant avec les œufs endogènes de Péronosporées, la théorie dualiste suppose par contre un emboîtement de membranes dont l'interne appartient seule aux zygosporos.

Pour cette dernière, la couche charbonneuse, c'est-à-dire l'exospore ou l'épisporos, et la couche cartilagineuse, ou l'endospore, constituent les deux parois proprement dites des zygosporos. Mais VAN TIEGHEM (1875), en attribuant la couche cartilagineuse à l'exospore, considéra la couche externe comme provenant des gamètes, couche que MANGIN (1889) et GRÜBER

(1) MATRUCHOT (1900) a déjà signalé, dans le mycélium d'un *Mortierella* une double dégénérescence du protoplasme : « dégénérescence huileuse de l'enchylema » et « dégénérescence aqueuse de l'hyaloplasma ». D'une part, on voit apparaître des gouttelettes huileuses de plus en plus nombreuses ; d'autre part, l'hyaloplasma, d'abord relativement rigide, se transforme peu à peu à un liquide hyalin très fluide qui semble n'être que l'eau renfermant quelques substances dissoutes. Ceci est comparable à ce que nous avons décrit chez les zygosporos.

(1901) restituèrent plus tard aux zygosporos. VUILLEMIN (1903), dont l'étude était la plus complète, parvint à établir cinq assises : la matrice de la membrane, l'assise cartilagineuse, la cuticule médiane, l'assise charbonneuse et la cuticule externe. DANGEARD (1903) fournit un résultat différent, qu'admettaient également LENDNER (1909) et MOREAU (1913). Ces auteurs virent dans les zygosporos mûres, en dehors de la membrane vestigielle externe, deux couches distinctes : l'épispore et l'endospore.

Nos observations, qui corroborent celles de DANGEARD, nous montrent que ces doubles membranes, simples en apparence, peuvent présenter parfois des complications assez intéressantes. Nous croyons donc utile d'apporter rapidement ici quelques données complémentaires relatives à cette question.

D'une façon générale, chez toutes les espèces étudiées, sans exception, l'enveloppe des zygosporos et des azygosporos comprend deux assises principales avec, en outre une membrane pectocellulosique représentant les parois des branches copulatrices.

L'assise charbonneuse, d'une nature cellulosique et albuminoïde, apparait parfois même avant la communication des deux gamétanges, sous la forme d'îlots interrompus qui se transforment plus tard en verrues imbriquées (*Phycomyces*) en plateaux tronqués (*Dicranophora*) ou en épines coniques (*Zygorhynchus*). L'assise interne cartilagineuse, apparue tardivement, présente les deux surfaces lisses et dénivelées sauf chez le *Mucor Mucedo*, où l'endospore suit la sinuosité des épines creuses de l'épispore. Ces phénomènes sont déjà connus ou trop peu importants pour que nous y insistions longuement.

Au point de vue de la constitution chimique, nous n'avons pas vu, pas plus que MANGIN, l'existence de substances callosiques dans les zygosporos ; mais nous croyons que la cellulose qui s'y trouve n'est pas à l'état pur, elle est mélangée avec les composés pectiques, surtout dans la couche charbonneuse qui, après avoir été décolorée par une macération préalable, donne une réaction énergétique avec le rouge de Ruthénium.

D'autre part, nous pouvons affirmer que la matière albumi-

noïde se trouve imprégnée dans toute l'épaisseur de l'assise charbonneuse et ne forme pas un revêtement spécial, comme l'indiquent les coupes traitées par les réactifs caractéristiques.

Au point de vue de la structure, VUILLEMIN (1903) a indiqué que la cloison mitoyenne est dédoublée de chaque côté par une nouvelle assise plus épaisse et plus réfringente; chacune de ces assises se fusionne séparément avec sa congénère. Nous n'avons pas vu les mêmes phénomènes dans la conjugaison normale des deux gamétanges. Mais, lorsque la communication des deux loges se trouve accidentellement retardée, la paroi primitive est pourvue parfois dans son intérieur d'une assise caractéristique qui est la future épispore. Cette deuxième couche disparaît finalement dans la région mitoyenne ou persiste parfois sous la forme des îlots au sein des zygosporos.

Entre l'épispore et l'endospore, il est difficile de mettre en évidence la cuticule médiane, mince couche qui, selon VUILLEMIN, revêt extérieurement l'assise cartilagineuse; cette dernière subit une altération dans toute son épaisseur sous l'action de l'acide sulfurique, mais la partie limitante externe n'a pas une consistance différente.

Néanmoins, il est difficile d'admettre que l'épispore repose directement sur l'endospore. Ces deux enveloppes protectrices peuvent être séparées par une couche intermédiaire, le plus souvent peu visible, se laissant voir seulement dans certains cas particuliers.

Chez le *Zygorhynchus macrocarpus*, il existe une couche spéciale, mince et finement criblée comme une dentelle, occupant l'emplacement de la cuticulè médiane de VUILLEMIN. Son apparition est assez précoce; car on la voit accompagner l'endospore dès le début jusqu'au développement complet de cette membrane cartilagineuse. Elle est constituée par de fins réseaux disposés avec ordre, se dirigeant en convergence vers le centre des deux tympanes opposés, au moins vers celui du gros suspenseur (fig. 28, g). Cette couche tapisse toute la surface de l'endospore de sorte que, en regardant par la surface du tympan, on aurait pu croire que cette dernière membrane est percée de fins orifices pour faciliter, comme la ponctuation

aréolée de VUILLEMIN ou la perforation unique de LÉGER observées par ces auteurs au milieu du tympan chez certaines Mucorinées, l'apport cytoplasmique (1). Dans une coupe de zygosporés mûres, où l'épispore et l'endospore sont séparées intentionnellement, on voit que la scission de ces dernières se fait justement suivant cette assise intermédiaire dont une partie est collée à la face interne de l'épispore et une autre tapisse la face externe de l'endospore comme si ces deux enveloppes étaient finement denticulées (fig. 28, h).

Dans les coupes des zygosporés très âgées du *Mucor hiemalis*, du *Phycomyces nitens*, on voit souvent que l'endospore est munie extérieurement d'une mince pellicule noirâtre, laquelle faisant partie en réalité de l'épispore (fig. 28, f). Ces faits permettent de constater la superposition stratifiée de l'enveloppe de zygosporé, sous l'apparence simple de l'épispore et de l'endospore.

La membrane accrescente du suspenseur chez le *Sporodinia*, le *Spinellus*, etc., subit une différenciation comparable à celle des zygosporés. Elle est composée de trois couches minces : la plus externe étant la membrane primitive de la branche copulatrice, la plus interne correspondant à l'endospore ; tandis que la médiane, noirâtre, souvent discontinue, serait homologue à l'assise charbonneuse. Nous n'avons pas pu trouver, comme le croyait VUILLEMIN, une différence qualitative entre celle-ci et l'enveloppe des zygosporés.

On voit ainsi que la structure de l'enveloppe des zygosporés, si compliquée et si variée et paraissant être une formation spéciale des produits sexuels, se rencontre également dans la membrane ordinaire quoique à une échelle plus réduite. De là une possibilité pour envisager l'origine des membranes de la zygosporé.

(1) LÉGER signale que le centre du tympan est percé d'un trou. VUILLEMIN observe au même endroit une sorte de ponctuation aréolée dont les deux chambres sont en partie comblées par des bourrelets apparemment gonflés. LENDNER constate dans certain cas le tympan incomplet. Pour notre part, nous ne l'avons pas vu, et nous croyons que cette membrane, restant assez mince et souvent dépourvue de la couche charbonneuse, permet les échanges osmotiques. En effet la membrane cartilagineuse ne commence à apparaître qu'après la fusion nucléaire.

CONCLUSIONS

Notre intention n'est pas de résumer ici, même brièvement, toutes les questions qui ont été abordées dans la présente étude, mais nous voulons attirer l'attention du lecteur sur quelques-unes de celles qui nous paraissent offrir le plus grand intérêt.

Telle est celle de l'époque à laquelle, chez les espèces monoïques, se fait la *ségrégation des sexes*. Sans doute, la sexualité se manifeste morphologiquement dès le début de l'apparition des progamètes et on parle, lorsque l'hétérogamie est accusée, d'organes mâles et d'organes femelles, de gamétanges de l'un et de l'autre sexe et même du sexe des filaments zygosporifères. En fait, dans ces derniers, non plus dans les suspenseurs, la séparation des sexes n'est point faite, elle ne l'est pas, dans certains cas, davantage dans les gamétanges et on peut voir l'un d'eux donner parfois, par régénération, naissance à des rameaux qui portent les organes des deux sexes.

La *vocation sexuelle* des gamétanges n'est pas non plus irrémédiablement fixée, et nous avons vu fréquemment les gamétanges de l'un et de l'autre sexe se développer en filaments sporanifères et faire retour à l'état asexuel.

La faible différence entre les rameaux sexuels et les rameaux végétatifs s'exprime encore dans le fait que les caractères de la zygospore, l'enveloppe stratifiée et épineuse et la structure interne en particulier, peuvent s'étendre aux filaments végétatifs voisins.

La fréquence de la *reproduction parthénogénétique* chez certaines espèces a été l'objet de nombreux commentaires, on y voyait un phénomène marquant certaines relations avec la régression de la sexualité ou avec la tentance de l'hétérothallisme vers l'homothallisme ou inversement. En réalité, l'azygospore se forme toutes les fois que les deux gamétanges ou

les deux thalles en présence se trouvent, même expérimentalement, dans une différence d'ordre physiologique, telle que celle que révèle l'allure ou la vitesse du développement, ou encore à la suite de la rencontre des races différentes. Cette production n'est donc qu'un stade des gradations des manifestations sexuelles, variables suivant l'affinité des deux organes congénères; elle n'a aucune signification spéciale.

On ne peut manquer d'être frappé en considérant les résultats que nous a fournis l'étude des rapports entre les thalles, revêtus des mêmes signes ou de signes différents des deux sexes. La *réaction du contact* devance non seulement la réaction sexuelle, mais aussi elle peut exister, et se traduire morphologiquement, entre les thalles du même sexe, appartenant aux espèces différentes, sous l'aspect singulier de l'action parasitaire.

Ces différentes catégories de réactions ont, sans doute, pour mécanisme, une origine commune : le tactisme; mais il ne saurait être question de mettre en doute la signification sexuelle des phénomènes connus sous le nom de l'« hybridation imparfaite ». Celle-ci n'est pas une simple réaction de contact. La *réaction imparfaite*, qui se réalise dans la rencontre des sexes opposés, peut, elle seule, aboutir à la formation des organes sexuels, bien qu'elle provoque parfois aussi la déformation du thalle soumis à son action, et nous pensons qu'elle est bien accompagnée par une stimulation sexuelle.

Un point intéressant de nos recherches est l'observation de cette même réaction entre races d'une même espèce. On connaissait les « hybrides imparfaits » entre les espèces différentes et on croyait pouvoir fonder la *notion d'espèce* sur la possibilité des thalles de fournir les zygosporos à la jonction des thalles de même espèce. Cette notion doit être rejetée. Nous avons vu que, entre les différentes races physiologiques de même espèce, la fécondité n'est point une règle absolue et la rencontre de thalles de même espèce, mais de sexes opposés, ne conduit parfois qu'à une réaction imparfaite. Celle-ci n'est donc pas toujours un réactif qui décèle la non-identité spécifique.

D'autre part, certains cas de la *régression de la sexualité* ont

été signalés chez les espèces monoïques. On les considérait souvent comme la conséquence possible de l'état bisexuel du thalle ou de l'inégalité des gamètes. Or, les espèces hétérothalliques et isogamiques peuvent aussi perdre leur fonction de la reproduction sexuelle, et cela réside, semble-t-il, dans l'incapacité du thalle en question de fournir même une simple réaction du contact. On peut voir, ainsi, dans le cas que nous avons signalé précédemment, la mutante agame ne réagissant pas, non seulement avec les thalles normaux de même espèce, du sexe opposé au sien, mais non plus avec ceux d'une espèce différente.

Le dimorphisme gamoïde ne correspond pas, comme on sait, nécessairement à la *distinction des sexes* ; certains faits, que nous avons observés, permettent de confirmer cette manière de voir. Ces phénomènes sont intimement liés, de plus, à une autre série de caractères considérés souvent comme des caractères sexuels secondaires. Pour notre part, nous avons constaté que la plupart de ces caractères prétendus, tels que la présence disproportionnée de réserves lipoidiques ou de pigment carotinoïde dans les thalles des deux sexes, sont en réalité subordonnés à l'état du développement des progamètes et sont variables suivant les conditions de végétation. Cette différenciation, servant plutôt à caractériser les races, est inconstante, ou même nulle, entre les deux sexes.

Des expériences, très nombreuses, avaient pour but de démontrer que les *facteurs externes* peuvent déterminer les modes de reproduction, sexuelle ou asexuelle. Il est bien entendu que les conditions du milieu, le substratum nutritif surtout, exercent une influence importante sur le développement des champignons. Mais, dire que, en dépassant certaines limites, par exemple sous l'action d'une quantité assez élevée du sucre en présence d'une faible quantité d'azote, la reproduction sexuelle est particulièrement contrariée, est une illusion, qui nous semble avoir été partagée par certains auteurs. Chez toutes les espèces que nous avons étudiées, la formation des zygosporos se fait partout où la sporulation peut se produire avec plus ou moins d'abondance, sauf dans les cas très particuliers, ou chez les espèces hétérothalliques dont la fécondité

entre les divers thalles, souvent incertaine, ne dépend pas uniquement de l'action du milieu.

Dans l'étude de la structure des zygosporés, nous sommes arrivé à mettre en relief certains stades caractéristiques de la multiplicité des caryogamies sexuelles, stades qui se retrouvent plus ou moins dans l'évolution nucléaire des azygosporés.

- L'étude cytologique de ces derniers organes offre, en effet, un grand intérêt. On aurait pu s'attendre, ici, à un processus totalement différent de celui qui se rencontre dans les zygosporés, et il n'est pas moins étonnant de voir une similitude quasi complète de structure de ces deux sortes d'organes reproducteurs, les uns résultant de l'union des deux sexes, les autres d'origine parthénogénétique. L'augmentation en nombre et en taille des noyaux sexuels, que l'on voit dans les zygosporés, se réalise très fréquemment dans les azygosporés, de même la fusion et la dégénérescence nucléaires peuvent s'y rencontrer, notamment dans celles qui atteignent la maturité. La présence de ces faits laissent-ils envisager, dans ces organes, un début possible de l'autogamie ? Il est peu probable, si l'on considère que la fusion nucléaire peut se réaliser, sans relation avec l'évolution de la sexualité, dans les diverses circonstances, par exemple, comme on l'a signalé, dans la chlamydospore. Nous croyons donc téméraire de conclure en considérant les azygosporés comme étant sexuelles au même titre que les zygosporés.

A en juger par leur évolution nucléaire, les azygosporés offrent donc tous les traits essentiels des zygosporés. Mais ces phénomènes intimes, d'une grande uniformité en effet, n'ont aucun retentissement sur les manifestations extérieures de la sexualité, lesquelles se compliquent surtout à la suite de l'intervention de races ou de formes différentes. Ainsi, le dimorphisme sexuel, la différenciation physiologique des thalles de sexes différents, la fusion des gamétanges en une zygospore, ou leur transformation en azygosporés, voilà des phénomènes qui ne trouvent aucun écho dans l'évolution nucléaire, et c'est là un fait important qui domine, on le voit aisément, l'étude que nous venons de faire des phénomènes de la sexualité chez les Mucorinées.

APPENDICE

LES MUCORINÉES D'AUVERGNE ET SPÉCIALEMENT LES MUCORINÉES DU SOL

Parmi les moisissures qui sont disséminées un peu partout, les Mucorinées occupent une place fort importante. De savants mycologues, tels que VAN TIEGHEM, BAINIER, etc., ont préconisé surtout les milieux coprophiles comme une source inépuisable d'espèces variées. Depuis, HAGEM, en Norvège, LENDNER, en Suisse, se sont servis, avec succès, des terres de forêts, de prairies, de limons de marécages ou de rivières. Bien que beaucoup de Mucorinées soient reconnues ubiquistes, une pareille enquête sera encore utile en France, surtout en Auvergne que recommandent, pour cette recherche, la variété de sa topographie et la diversité de ses conditions écologiques.

Les espèces que nous avons rencontrées, dont certaines n'ont pas encore été signalées en France, sont assez nombreuses, bien qu'elles ne représentent que le résultat d'une première étude de la microflore de notre région. Il est inutile de dire que, dans la liste suivante, les espèces indéterminables ne sont pas figurées, celles qui ont été bien identifiées, étant seules indiquées. Nous ne considérons comme nouvelles que celles qui se distinguent nettement des espèces déjà décrites (1).

*
* *

Familles des Mucoracées.

Mucor Micheli. — Les *Mucor* indéterminables sont fort nom-

(1) Les espèces qui n'ont pas été rencontrées dans le sol sont précédées d'un astérisque (*).

Pour simplifier l'exposé, les localités des espèces communes ne sont pas indiquées.

breux. La liste suivante ne représente donc pas toutes les espèces rencontrées.

Monomucor : *M. Ramannianus* Möller. — Très commun dans les différents sols. On peut distinguer deux formes d'après la couleur : l'une, rouge brunâtre, l'autre, rouge pâle cendré, cette dernière étant moins commune.

* *M. plasmaticus* Van Tieghem. — Coprophile, assez commun.

* *M. piriformis* Fischer. — Sur les crottins du lapin (Besse) et du cheval (Clermont), rare.

M. mucilagineus Brefeld. — Généralement coprophile, parfois terricole (callunaie du lac de Bourdouze, 1.170 m.).

M. Mucedo L. — Coprophile, assez commun dans le sol.

M. adventitius Oudemans var. *aurantiacus* Lendner. — Résineux du Montchal, 1.300 m.

M. cylindrosporus sp. nov. — Terre de prairie, vers le Montcineyre, 1.200 m. (1927).

Cæspitulis densis, albis, lanuginosis; hyphis sporangiferis erectis, demum decumbentibus, semper simplicibus, sæpeque recurvis, terretis, sursum interdum inflatis (at contractis in ea parte in qua eis columella adhæret), 5 mm. altis, 10-30 latis; sporangiis globosis, lutes-griseis, 40-80 μ diam., rarius usque ad 100 μ ; tunica læviter flava, spinulosa, deliquescente, limbum basalem relinquente; columella glabra, hyalina vel granulosa farcta, ovali vel subglobosa, 20-50 μ vel 70-70 $\times$ 55-30 μ ; sporis minutis, hyalinis, in cumulo griseo-flavicantibus, stricte cylindraceo-ellipsoideis, in media parte sæpe attenuatis, 2-2,5 $\times$ 4-4,5 μ ; Chlamydo sporis raris; zygosporis ignotis.

Hab. — ad terram. — *M. molli affinis*,

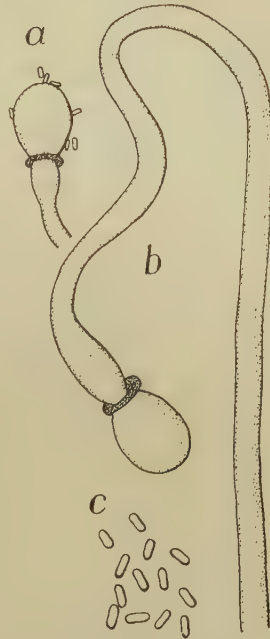


Fig. 29. — *Mucor cylindrosporus* : a, b, sporangiophores et columelle (gross. 240) ; c, spores (gross. 663).

Cette espèce (fig. 29), ressemblant au *M. fragilis* Bainier et surtout au *M. mollis* Bainier, dont elle se distingue par ses sporangiophores circinés et jamais ramifiés, ne se rapproche d'aucun Monomucor connu.

Racemomucor : *M. hiemalis* Wehmer. — Très commun dans tous les milieux. Les ramifications y sont trop fréquentes pour qu'il puisse être considéré comme un Monomucor.

M. silvaticus Hagem. — Assez rare, résineux de Courbanges, 1.150 m. et du Montcineyre, 1.180 m.

M. racemosus Fresianus. — Commun dans les différents sols.

M. tenuis Bainier. — Rare, champs cultivés, Clermont.

M. flavus Bainier. — Commun dans les bois, les prairies, les tourbières.

M. erectus Bainier. — Champs cultivés, Clermont.

M. genevensis Lendner. — Hêtraie de la Reine, 950 m., Besse.

M. proliferus Schostakowitsch. — Sol, Nardaie vers le Puy de Perdrix, 1.730 m.

M. dispersus Hagem. — Sol, Nardaie vers le Puy de Perdrix.

M. coprophilus Povah. — Cette espèce, assez commune dans la terre ou dans les milieux coprophiles, offre l'aspect général du *M. Mucedo* L., mais la ramification est très fréquente et souvent régulièrement sympodiale; et les spores sont plus larges et moins régulières. Son caractère hétérothallique se montre seulement par ses réactions avec le *M. hiemalis*.

M. laxorhizus sp. nov. — Rencontré à deux reprises dans le sol : 1° Callunaie du Puy de Chambourguet, 1.600 m., 1927 ; 2° Prairie tourbeuse de Plaine de Moutons, 1.250 m., 1928.

Casputulis cyaneo-nigricantibus, laxis, vix 2-3 mm. altis; hyphis sterilis effusis, hyalinis; sporangiophoris validis, copiose ramosis; ramulis nunc alternis, nunc oppositis, simplicibus vel dichotome partitis, erectis vel circinatis, rara vel frequanter septatis, 10-30 (45) μ crassis, membrana pallide brunea-tincta præditis; sporangiiis globosis, initio candidis, dein intense nigris, 60-150 μ diam; tunica grisea, spinulosa, persistente, in aqua in fragmenta, basi columellæ inserta;

columella depressa, ut plurimum *hemisphærica*, aliis *subconica*, *subsphærica*, *adnata*, *cyaneo-griseo tincta*, 25-80 μ diam.; *sporis globosis*, *levis*, *dilute griseis*, *coacervatim cyaneo-nigri-*

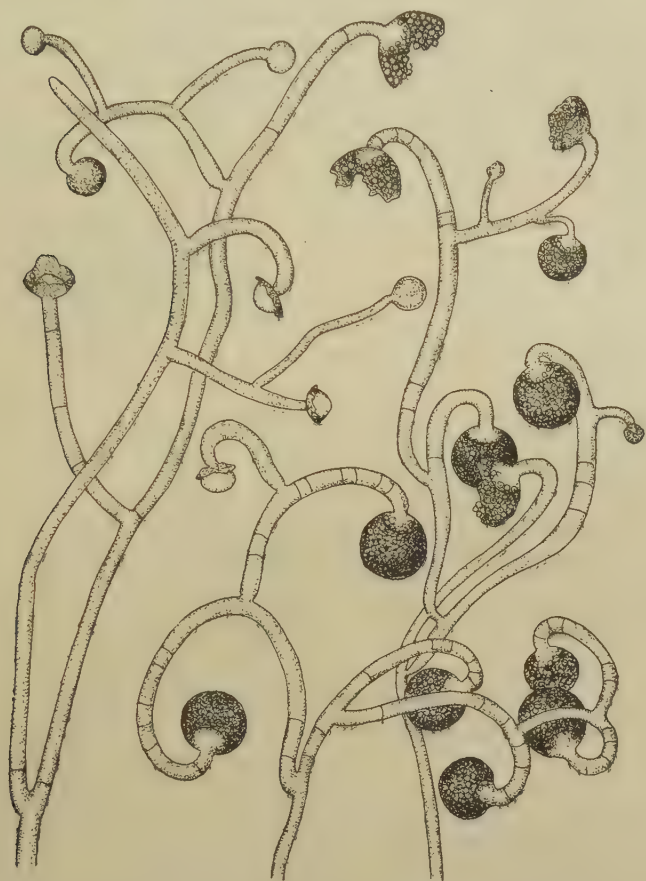


Fig. 30. — *Mucor laxorhizus* : à gauche, sporangiophores presque droits ; à droite, sporangiophores très circlés (gross. 84).

cantibus, 5-6 diam.; *chlamydasporis levibus*, *achromatis*, *ovalodoliiformibus*, *præsentibus in mycelio submerso*; *zygasporis non visis*.

Hab. — *Ad terram.* — *M. Janseni*, *M. saturnio* et *M. carneali affinis* (fig. 30).

Cultivée sur le pain ou la carotte, cette espèce forme d'abord un coussinet lâche du mycélium large de 5 à 10 μ , grimpant à la surface du substratum, à la façon de l'*Actinomucor* ou du *Rhizopus nigricans*; sur lui s'élèvent plus tard les sporangiophores. Sur le moût, le développement est faible, les sporanges ne noircissent pas et les spores grossissent considérablement (6-10 μ). Ces caractères permettent de la distinguer du *Mucor Janseni* Lendner dont elle diffère encore par ses columelles hémisphériques et ses sporangiophores souvent circinés. Elle se rapproche, d'autre part, du *M. saturnius* Hagem et du *M. cornealis* Cavara et Saccardo, mais elle se distingue de la première de ces deux espèces par ses spores exclusivement sphériques etc., et de la dernière par ses columelles hémisphériques, par la couleur de ses sporanges, etc.

Cymomucor. *M. sphærosporus* Hagem. — Résineux du Montchal, 1.355 m.

M. Prainii Chodat et Nachitch. — Hêtraie de la Reine, 950 m.

M. lamprocarpus Lendner. — Assez commun dans la terre des bois ou des prairies.

M. Jansseni Lendner. — Ravin tourbeux vers le Puy Ferrand, 1.800 m. Nous avons rencontré des sporanges mesurant jusqu'à 90 μ .

M. spinescens Lendner. — Terre sous le *Grimmia pulvinata*, Ceyrat.

M. globosus Fischer. — Commun dans le sol.

M. Wosnessenskii Schostakowitsch. — Sur le *Phallus impudicus* où il vit en parasite et sur le *Sphagnum* de la tourbière de Bourdouze. Colonie élevée et brillante. Au voisinage du substratum ou dans l'air très humide, il forme des sporangioles à spores très irrégulières et presque rondes, tout comme les fournissent dans les mêmes conditions le *Mucor Mucedo* et le *Phycomyces nitens*. Les restes de caractères correspondent aux descriptions de SCHOSTAKOWITSCH.

M. spinosus Van Tieghem. — Commun dans le sol et dans les autres milieux.

M. brevipes Riess. — Bois de Châtaigniers, Ceyrat.

M. griseo-cyanus Hagem. — Coprophile et terricole, assez commun.

M. strictus Hagem. — Commun, forêts, tourbière.

M. corticolus Hagem. — Hêtraie de la Reine (vers 950 m.).

M. geophilus Oudemans. — Pessière de Courbanges (1.150 m.).
tourbière de la Barthe (1.200 m.).

* *M. pirelloides* Lendner. — Commun, coprophile.

* *M. petrinsularis* Naoumoff var. *echinosporus* var. nov. —
Coprophile, Besse, 1928.

A typo differt sporis echinulatis. — Hab., in fimo cuniculo
(fig. 31).

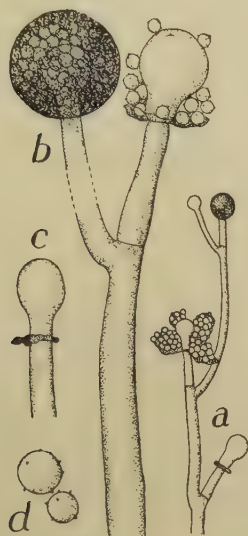


Fig. 31. — *Mucor petrinsularis* var. *echinosporus* : — a, aspect général du sporangiophore; fructification de plus en plus jeune (non à chambre claire).

b, sporange et columelle;
c, columelles (gross. 180).

d, spores échinulées (gross. 500).

Sporangiophores blancs, robustes, donnant, après la maturation des sporanges qu'ils portent, des rameaux sympodiaux de plus en plus grâles, ainsi plusieurs fois de suite. Sporangies d'abord blancs, puis gris bleutés (comme ceux du *M. spinosus*) dont la membrane se brise automatiquement, même dans l'air sec, tout en restant attachée sur la columelle, ainsi que les spores. Columelle gris-violacée, piriforme, à base cylindrique, se continuant souvent avec le filament qui la porte. Spores rondes, grises, ternes, pourvues de quelques épines fines et clairsemées. Les dimensions des différents organes correspondent aux mesures de NAOUMOFF (1913) sur le type, sauf les

spores qui sont légèrement plus grandes dans notre espèce (7-13 μ au lieu de 7-11 μ).

Ce *Mucor* correspond parfaitement au *M. petrinsularis* sauf les caractères des spores échinulées. Il diffère d'autre part du *M. botryoides* Lendner par ses sporangiophores différemment ramifiés et non courbés et par ses columelles piriformes, et du *M. botryoides* Lendner var. *minor* Jensen par ses spores doublement plus grandes, non lisses, etc. (1).

M. circinelloides Van Tieghem. — Commun, coprophile et terricole (Prairies, Bois, Tourbière). Cette espèce est variable suivant les diagnoses différents, nos échantillons correspondent à la description de FISCHER.

M. tenellus sp. nov. — Rencontré à deux reprises dans le sol : 1° Vacciniaie, Puy de Perdrix, 1.730 m., en 1927 ; 2° Tourbière de Bourdouze sous le *Sphagnum*, 1.170 m., 1928, ce *Mucor* forme sur le Raulin neutre agarisé des colonies élevées à peine d'un mm. Son développement est luxuriant sur le pain agarisé. Il répond à la diagnose suivante (fig. 32) :

Cæspitulis cyaneo-nigris, laxis, plerumque vix 1-2 mm. altis (in pano cultus usque ad 5-6 mm) ; hyphis sporangiferis tenuibus, sympodialiter ramosis, sæpe inculvo-circinatis, gracilis, 5-10 μ crassis, membrana cutinisata, brunneo-tincta ; sporangis globosis, ad basim læviter depressis, initio subflavis, mox atro-cæruleis, 30-50 μ diam., raro usque ad 70 μ , tunica grisea, incrustata, in aqua disrumpente et collare basilare relinquente ; columella globosa, raro ovali, libera, griseo-cyanea, 15-30 (40) μ diam. ; sporis uniformibus, globosis, 3,5 μ diam. (extremis 3-4 μ) ; chlamydosporis et oidiis copiosis, in mycelio submerso præsentibus ; zygosporis ignotis.

Hab. — ad terram. — Mucori pusillo affinis.

À première vue et dans les milieux peu favorables (et même sur le moût), cette espèce ressemble au *Circinella simplex* Van Tieghem, surtout d'après ses sporangiophores qui ont la membrane cutinisée et brunâtre comme la plupart des *Circinella*,

(1) Ce *Mucor* ressemble au *Mucor fuscus* Bainier (1903), espèce non complètement décrite ; il en diffère seulement par ses spores régulières et jamais ovales.

mais en se distinguant par l'existence de sporangiophores droits et de sporanges terminaux. D'autre part, elle se rap-

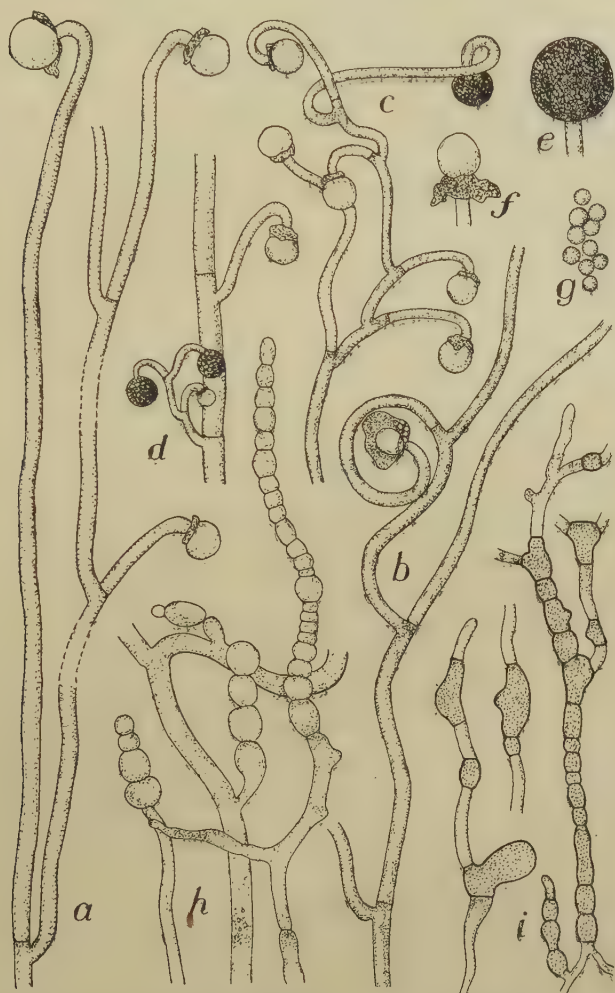


Fig. 32 — *Mucor tenellus* (grossissement : *a-f* et *h, i*, 240 fois ; *g*, 665 fois). *a* à *d*, divers aspects de sporangiophores : *a, b*, sporangiophores développés sur le pain ; *b*, sporangiophore développé sur le Raulin neutre, le Verijski, etc. ; *d*, ramification anormale, résultant de la régénération du sporangiophore âgé. *e*, sporange ; *f*, columelle ; *g*, spores ; *h*, oidiospores dans les mycéliums submergés ; *i*, chlamydospores dans les mycéliums submergés.

proche du *M. muriperda* Sacc. et Sinig. et surtout du *M. pusillus* Lindt, mais ses sporangiophores circinés à ramification sympodiale et ses sporanges noirs, etc., la font distinguer facilement de ces deux dernières espèces.

ZYGORHYNCHUS Vuillemin. — Trois espèces ont été rencontrées la première étant la plus fréquente.

Z. Møelleri Vuillemin. — Très commun dans le sol, bois, prairies, landes, tourbières.

Z. Vuilleminii Namyslawski. — Pessière du Montchal, 1.300 m.

Z. macrocarpus sp. nov. (cf. Ch. I). — Tourbière de pente vers le Puy Ferrand, 1.600 m.

SPORODINIA (Link) Tulasne.

* *S. grandis* Tulasne. — Sur plusieurs Agaricinées.

SPINELLUS Van Tieghem. — Quatre espèces ont été rencontrées dont les deux premières sont les plus fréquentes.

* *S. fusiger* (Link) Van Tieghem. — Sur *Hypholoma fasciculare*, *Collybia fusipes*, etc.

* *S. macrocarpus* Karst. — Sur *Mycena pura* et *M. epipterygia*.

* *S. gigasporus* Cooke et Massee. — Sur *Mycena epipterygia*, Forêt de la Reine, 950 m.

* *S. arvernensis*, sp. nov. — Rencontré dans la forêt de Courbanges, 1.150 m., août 1927.

*Cæspitulis laxis, sporangiophoris erectis, rigidiusculus, sæpe septatis, simplicibus, 2-3 cm. altis; sporangis globosis, initio flavis, maturis atro-cyaneis 150-300 μ diam., subtilissime echinulatis, tunica obtegente hyalina v. dilutissime fuliginea, dissiliencia; columella subglobosa, levi, intense cyanea, 80-180 μ diam.; sporis griseo-brunneis, levibus, oblongo-fusoideis, 18-38 $\times$ 62-78 μ ; zygosporis non visis. — In carpophora *Mycenæ epipterygiæ* parastice, nec non cultus in mediis variis saprophytice.*

On sait que plusieurs espèces de *Spinellus* à spores ovales se distinguent aisément, parmi les autres caractères, par la taille de leurs spores. Celles-ci sont plus grandes chez le présent *Spinellus* alors qu'elles n'atteignent que 50-60 $\times$ 13-15 μ chez le *S. gigasporus*.

CIRCINELLA Van Tieghem et Le Monnier. — Presque toutes les

espèces rencontrées sont d'origine coprophile, la première étant plus commune.

* *C. aspera* (Schröter) Lendner. — Assez commun.

* *C. umbellata* Van Tieghem et Le Monnier. — Sur le crotin de lapin, Besse, Clermont (thalle +).

C. spinosa Van Tieghem et Le Monnier. — Coprophile (lapin), une fois rencontré dans le sol (prairie, vers le Montcineyre).

RHIZOPUS Ehrenberg :

R. nigricans Ehrenberg : — Pispék (1925) a signalé la présence de cette espèce (désigné sous le nom du *Mucor stolonifer*) dans le sol de Yougoslavie environ dans un quart des échantillons. Nous avons rencontré cette espèce dans les cultures infectées, mais peu fréquemment dans le sol.

R. nodosus Namyslawski. — Vignoble du Puy de Crouel, vers 420 m., Pineraie du lac Chambon; vers 900 m.

R. reflexus Bainier. — Rencontrée pour la première fois par Bainier sur *Arum maculatum*, cette espèce nous est parvenue de la terre d'un vignoble (Ceyrat). Dans les cultures, nous avons mesuré, surtout au point d'inoculation, des sporangioles, jusqu'à 60 μ de diamètre.

* *R. microsporus* Van Tieghem. — Coprophile, Clermont.

ACTINOMUCOR Schostakowitsch.

A. repens Schostakowitsch. — Assez commun dans le sol, surtout dans les terrains cultivés.

ABSIDIA Van Tieghem. — Les représentants de ce genre sont éminemment terricoles. On les rencontre couramment dans nos landes, forêts, prairies, tourbières, surtout dans les régions élevées.

A. glauca Hagem. — Très commun.

A. Orchidis (Vuillemin) Hagem. — Très commun.

A. cylindrospora Hagem. — Commun.

A. spinosa Lendner. — Commun.

A. Lichthemii (Lucet et Costantin) Lendner. — Terre sous le *Polytrichum piriferum*, Ceyrat.

A. heterospora sp. nov. — Cette espèce, rencontrée en 1928 dans la terre d'un bois résineux de Royat, appartient au groupe *Tieghemella* caractérisé par les stolons en arcades très surbais-

sés et n'ayant pas la régularité géométrique si spéciale au genre *Absidia* (sensu stricto).

Cæspitulis densis, intertextis, pallide fusco-griseis (in pane intense grisco-violascentibus, vel isabellino tinctis), 0,5-1 cm. altis; hyphis stolonibus patenter arcuatis, rhizoideis tenuibus, sæpe nodulosi, initio hyalinis, subinde violascentibus, demum

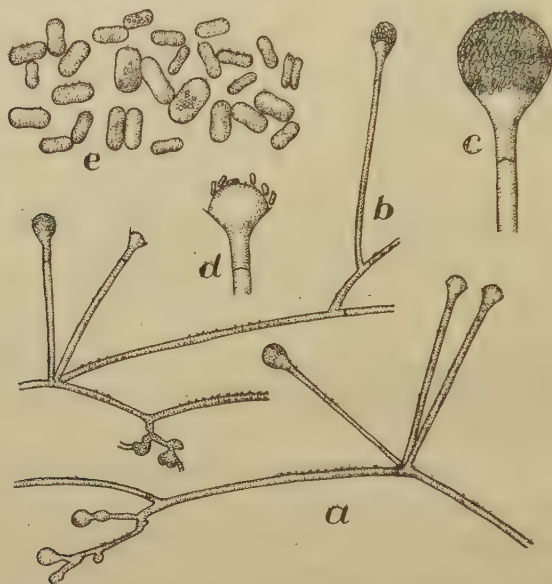


Fig. 33. — *Absidia heterospora* : a, aspect général et sporangiophores (gross. 84) ; b, id. ; c, sporange ; d, columelle (gross. 240) ; spores (gross. 665).

fusco-griseis; sporangiophoris 2-3 fasciculatis, erectis, plerumque 230-460 μ altis, 10 μ crassis, sub sporangium septo transverso præditis; sporangiis piriformibus, glabris, initio pallidis, demum dilute fusco-viriduo tinctis, 35-50 μ latis, 45-70 μ altis, tunica diaphana, levi præditis, in aqua dissilientibus, sed limbum basalem relinquentibus; columella distincte apophysata, dilute fusca, hemisphæroideo-piriformi, basi conica, apice semper levi, patula, 25-30 μ lata; sporis late vel anguste cylindraceis, medio constrictis, hyalinis, interdum protoplasmate pallide aurantiaco-farctis, varie magnitudinis, 6-11 μ longis,

2,5-6 μ *latis* (*extremis* $2 \times 5 \mu$ et $8 \times 13 \mu$) ; *zygosporis ignotis* (*visisim sp. heteroth.*).

Hab. — *Ad terram.* — *A. ramosæ affinis.*

Cultivée sur le liquide agarisé de Raulin neutre ou sur les autres milieux artificiels, cette espèce offre l'aspect général de l'*A. cylindrospora* ; sa couleur est gris jaunâtre. Elle diffère cependant de ce dernier par ses columelles dépourvues de l'appendice spinescent et par ses spores très inégales. Elle devient, d'autre part, violet foncé, lorsqu'on la cultive dans le pain bouilli, et acquiert à peu près la couleur de l'*A. Orchidis*. Parmi les *Absidia*, elle se rapproche de l'*A. repens* et surtout de l'*A. ramosa* ; mais elle se distingue du premier par ses columelles lisses et du second par ses spores plus grandes, par ses stolons recourbés en arcades, etc. (fig. 33)

LENDNER (1923) a signalé, dans son étude de l'*Absidia Blakeleeana*, un autre *Absidia* non décrit et probablement nouveau, possèdent également des spores cylindriques. Mais, déjà par les dimensions des spores qu'indique ce savant suisse, nous pouvons considérer qu'il s'agit d'une espèce différente de ce que nous venons de décrire.

L'*A. heterospora* est hétérothallique. L'échantillon que nous avons isolé est du sexe (—) ; ses réactions sexuelles sont très énergiques avec tous les autres *Absidia* étudiés en donnant des gamétanges bien constitués.

Famille des Thamnidiacées.

THAMNIDIUM Link. — Deux espèces rencontrées dont la première est la plus commune.

T. elegans Link. — Généralement coprophile, parfois terri-
cole (Prairies : Besse, 1.036 m., vers le Puy des Prêtres, 1.200 m., vers le Montcineyre, 1.180 m.), rarement sur les Agaricinées en putréfaction (forêt de Courbanges, 1.150 m.).

* *T. simplex* Brefeld. — Rare, coprophile, Clermont.

CHÆTOSTYLUM Van Tieghem et Le Monnier.

* *C. Fresenii* (de Bary) Van Tieghem et Le Monnier. — Coprophile, assez commun.

DICRANOPHORA Schröter. — Ce genre est placé par VUILLEMIN (1907) à côté des *Spinellus*.

* *D. fulva* Schröter. — Sur le *Boletus scaber* (Bois de Royat).

Famille des Pilobolacées.

PILOBOLUS Tode. — Parmi les *Pilobolus*, les espèces déterminées sont les suivantes :

* *P. OEdipus* Montagne. — Coprophile, très commun.

* *P. Kleinii* Van Tieghem. — Coprophile, très commun.

* *P. roridus* (Bolt.) Persoon. — Coprophile, commun. Cultivé dans l'obscurité, nous avons mesuré chez cette espèce les sporangiophores jusqu'à 4 cm. de long.

* *P. roseus* Spegazini. — Coprophile, commun.

* *P. longipes* Van Tieghem. — Coprophile commun.

* *P. cristallinus* Tode. — Coprophile, assez rare.

* *P. intermedius*. — Coprophile, assez rare.

PILAIRA Van Tieghem. — Généralement coprophile, mais on le rencontre aussi dans le sol, surtout dans les prairies. Sous l'action parasitaire du *chaetocladium*, il forme d'énormes galles filamenteuses (fig. 34) exactement comme le *Mucor Mucedo* (au lieu des galles noduleuses que forment la plupart des Mucorinées parasitées), ce qui montre encore son affinité, entre les autres caractères, avec le genre *Mucor*.

P. Cesatii (Cesati) Van Tieghem. — Peu commun.

P. Moreaui Ling. — Plus commune que la précédente, cette espèce, dédiée à M. le professeur MOREAU, a été sujet d'une étude antérieure (1926). Voici sa diagnose :

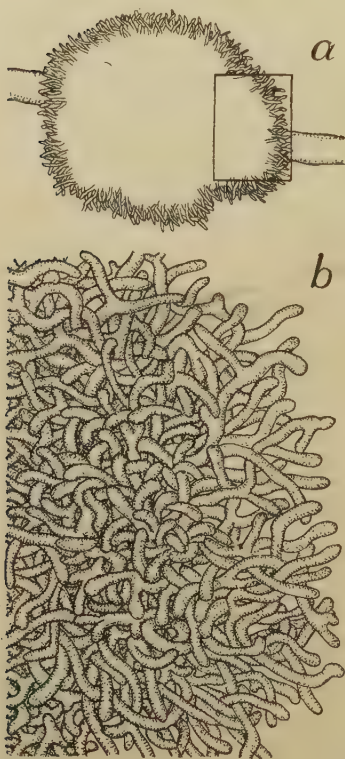


Fig. 34. — Galle filamenteuse formée entre *Pilaira Moreaui* et *Chaetocladium Jonesii* : le rectangle dans la figure *a* correspond à la figure *b*, dessinée à une échelle plus grande (gross. 240).

Hyphis sporangiferis laxis, hyalinis, hauri ramosis, erectis, mox decumbentibus, 10-12 cm. altis, 30 μ latis; sporangiis initio luteis, depressis, maturis globosis, intense cyaneo-nigris, 300-400 μ diam. (in minoribus usque ad 80 μ), membrana incrustata, zona superiori cutinisata, persistente, zona inferiori gelinea, deliquescente; columella applanata, late adnata, 150-180 $\times$ 90-100 μ ; sporis levis, hyalinis, cylindro-ellipsoideis, 8-10 $\times$ 18-20 μ , interdum usque ad 24 μ longis, protoplasmate granuloso farctis, adgunatis; chlamydosporis raris, in mycelio submerso intercalaribus; zygosporis non visis.

Hab. — in fimo equino, cuniculo, ad terram, Galliæ. — affinis *P. Cesatii*, a quo differt plurimum sporis majoribus.

Famille des Mortiérrellacées.

MORTIERELLA Cœmans. — Les espèces rencontrées couramment dans le sol, les serres ou les tourbières sont les suivantes :

M. Van Tieghemi Bachmann. — Commun.

M. Bainieri Costatin. — Très commun.

Sur l'*Amanita rubescens* et l'*A. vaginata*, nous avons rencontré un *Mortierella* possédant les différents caractères du *M. Bainieri*, sauf les dimensions des différents organes qui sont beaucoup plus grands : sporangiophores 15-40 μ en bas, 8-5 μ en haut, sporanges 40-90 μ de diamètre (type : Sporangiophores 8 μ en haut, 18-20 μ en bas, sporanges 52 μ de diamètre).

M. Le Monnieri (Van Tieghem et Le Monnier) Vuillemin. — Terre du Jardin des Plantes, Clermont.

M. tuberosa Van Tieghem. — Cette intéressante espèce est une rareté dans le sol (Bois de Royat, sous l'*Hypnum splendens*).

M. simplex Van Tieghem et Le Monnier. — Tourbière de la Barthe, 1.200 m.

M. humicola Oudemans. — Tourbière de la Barthe, etc.

M. turficola sp. nov. — Tourbière de la Barthe, 1927, 1928 ; tourbière de Bourdouze, 1928, etc.

Mycelio hyalino, effuso, tenui, ramoso, septato; hyphis sporangiferis humilibus, erectis, ut plurimum sympodialiter ramosis, 200-250 μ altis, deorsum crassioribus, 5-8 μ diam., sursum

attenuatis, 2-3,5 μ diam. ; *sporangii sphaericis*, *levibus*, *translucidis*, 10-15 μ diam., *membrana diaphana praeditis*, *facile deliquescente* ; *sporis sphaericis vel mutue compressione polygonis*, *levibus*, *nitentibus*, *soliter hyalinis*, *in cumulo flavicantibus*, 1,8-2 μ diam. ; *nec stylosporis nec zygosporis non visis* (fig. 35).

Hab. — *Ad terram turfosa*m.

— *M. pusillae affinis*, *sed hyphis sporangiferis latioribus*, *ramosis*, *saepius septatis*, *sporangii et sporis majoribus*, *et seq.*

C'est une très petite espèce qui se rapproche des divers *Mortierella* décrits par Oudemans : *M. humicola*, *M. isabelina*, et surtout *M. pusilla*.

Famille des Chaetocladiacées.

CHAETOCLADIUM Fres. — Rencontré généralement en parasite sur les autres Mucorinées.

C. Jonesii Brefeld. — Commun, généralement coprophile, parfois dans le sol (Surtout dans les prairies).

* *C. Brefeldi* Van Tieghem.

— Rare, coprophile.

CUNNINGHAMELLA Thaxter : —

C. elegans Lendner. — Assez

commun, champs, tourbières. Toutes les souches rencontrées sont de sexe +, réagissant sexuellement avec le *Mucor hiemalis* (—).

MURATELLA Bainier et Sartory : — BAINIER et SARTORY (1913) ont décrit un *MurateLLa*, *M. elegans*, que les auteurs considéraient comme une Mortierellacée dépourvue de sporanges. Cette espèce a été niée plus tard par TORREY (1921) qui y voit un véritable *Cunninghamella echinulata* Thaxter.

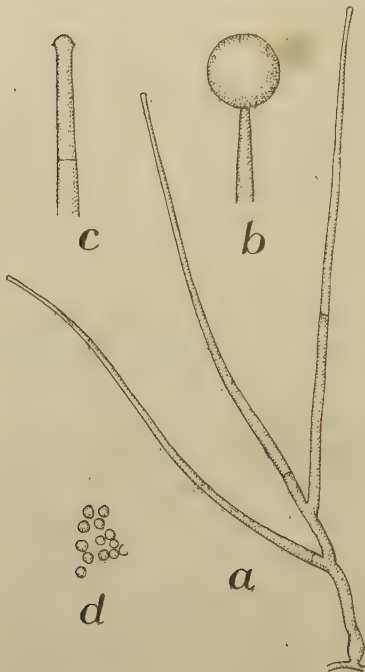


Fig. 35. — *Mortierella turficola* (gross. : a, 270 ; b-d, 750) :

a, sporangiophore ; b, sporange ; c, sommet du sporangiophore ; d, spores.

Nous avons isolé de la terre (Bois de Ceyrat, sous le *Peltigera horizontalis*, 1926) une Mucorinée correspondant à l'espèce de BAINIER et SARTORY. Voici ses caractères :

Colonie d'abord en touffes blanches, cotonneuse, puis blanc grisâtre, se propageant par l'extension du mycélium rampant ou par le marcottage du filament aérien à la façon de l'*Actinomyces* ; mycélium vers $5\ \mu$ de diam., d'abord continu, enfin irrégulièrement cloisonné ; conidiophores ramifiés irrégulièrement et en faux verticilles au-dessous du renflement terminal ; celui-ci étant en capitelle plus ou moins arrondie, de $28-56\ \mu$ de diam., et hérissée des petites pointes, servant à l'insertion des conidies ; parmi celles-ci, celles qui se forment les premières, — disons les « conidies proprement dites » — sont ovales, incolores, pointues à une seule extrémité, brièvement hérissées, de $7-10 \times 10-17\ \mu$, portées exclusivement par la capitelle terminale ou par les rameaux immédiatement en dessous de cette dernière ; dans la culture plus avancée, les filaments devenant plus cloisonnés et portant sur leur flanc des rameaux plus grêles qui sont pourvus de 2, 3, 5 ou une dizaine de conidies ; celles-ci — appelées provisoirement les « conidies tardives » — ayant un aspect particulier, se présentant sous la forme des cellules particulièrement sphériques, de $12-22\ (26)\ \mu$ de diam., à contenu jaunâtre, ou jaune grisâtre, à membrane épaisse, hérissées densément des piquantes longues de $2-3\ \mu$, et supportées chacune par une pédicelle hyaline, cylindrique, longue, de $1,5-2 \times 5-10\ \mu$, et qui se détache souvent avec les conidies sans laisser aucune trace sur le support (fig. 36, a-e).

Il résulte de là que l'espèce en question se distingue facilement du *Cunninghamella echinulata* Thaxter et se rapproche du *Muratella elegans*, sauf que nous donnons une amplitude plus grande à la variation de la taille des spores (1).

Pour BAINIER et SARTORY, le *Muratella* serait un *Mortierella* sans sporange et par suite ses organes de fructification sont des stylospores. Malheureusement nous ne savons encore que peu

(1) Cette espèce ressemble assez au *Saitomyces japonicus* (Saito) Ricker, mais l'existence des « conidies proprement dites » permet de lui assigner une place à côté du *Cunninghamella*.

de choses sur les stylospores, qui sont considérées, par les uns, comme des chlamydospores (VAN TIEGHEM et LE MONNIER, 1872), par les autres, comme des sporanges monospermes (TORREY, 1921) ou encore comme des conidies (LENDNER, 1909). Néan-



Fig. 36. — *Muratella* (gross. a-b, 128 ; d-h, 585 ; i-l, 750).

a, b, c, aspect général de l'appareil de fructification ; d, « conidies proprement dites » ; e, « conidies tardives ».

f, g, germination de « conidies tardives ».

h, germination de « conidies proprement dites ».

i à m, divers stades du développement des « conidies tardives » : i, bourgeonnement d'une tête renflée ; j, émigration des noyaux dans les jeunes conidies ; k, apparition de cloison séparatrice de conidies de leur stérigmate ; m et l, conidies plus ou moins âgées.

moins, tous ces organes de fructification sont difficilement comparables (1), comme nous l'allons démontrer chez la présente espèce.

Les « conidies proprement dites » sont identiques, non seulement morphologiquement aux conidies des *Cunninghamella*, mais aussi par le mode de germination, en donnant un mycélium variqueux après un simple gonflement (fig. 36, *h*), par sa membrane callosique, ou par le processus histologique de sa formation, processus qui est celui du *Cunninghamella* (MOREAU, 1913) ou de l'*Aspergillus* (DALE, 1907). Nous n'y insistons pas.

Les « conidies tardives » germent plus difficilement (au bout d'une semaine), non pas par un gonflement préalable, mais, ainsi que l'ont démontré BAINIER et SARTORY, par une brisure de la membrane externe (fig. 36, *f* et *g*) comme les sporanges monospermes du *Chaetocladium* (VAN TIEGHEM, 1872) ou du *Choanophora* (THAXTER, 1914), ou comme les stylospores du *Mortierella* (VAN TIEGHEM et LE MONNIER); ce qui semble démontrer l'existence d'une paroi double. Elles ont, d'autre part, des membranes à réaction cellulosique comme les stylospores de *Mortierella* (MANGIN, 1899), sauf leur pédicelle, qui renferme de la callose. Histologiquement, elles se distinguent aussi des conidies précédentes : la capitelle bourgeonne des petits sphérules où viennent émigrer les noyaux ; et, lorsque ces sphérules atteignent la taille adulte, une cloison vient les séparer de leur pédicelle dans laquelle le protoplasme dégénère (fig. 36, *i-m*). Ce processus est semblable à celui qu'offrent les stylospores de *Mortierella* (2) et diffère de celui que présentent les conidies proprement dites.

Il en résulte que la présente Mucorinée possède deux sortes de fructification : l'une, identique aux conidies de *Cunninghamella* ou d'autres Hyphomycètes ; l'autre, comparable aux stylospores ou aux sporanges monospermes. Ce genre mal

(1) Nous laissons à part, naturellement, les soi-disant conidies des Céphalidacées dont la nature est différente de celle des conidies de *Cunninghamella*.

(2) Les stylospores de *Mortierella* sont endogène pour VAN TIEGHEM et LE MONNIER et exogène pour MANGIN. Notre étude histologique sur cet organe approuve l'opinion de ce dernier auteur.

connu forme, de plus, un lien, sinon unique, mais possible, entre les Mucorinées Sporangiochorées et les Mucorinées Coniophorées.

Famille des Céphalidacées.

SYNCEPHALIS Van Tieghem et Le Monnier. — Toutes les espèces rencontrées sont des parasites des Mucorinées coprophiles.

* *S. fasciculata* Van Tieghem. — Sur les *Mucor*, le *Chaetocladium*.

* *S. fusispora* Bainier. — Sur le *Mucor*, le *Pilobolus*.

* *S. fulcata* Van Tieghem. — Sur le *Mucor*.

SYNCEPHALASTRUM Schröter : — Ce genre a été considéré récemment par VUILLEMIN (1922) comme appartenant à la série des Absidiées de la famille des Mucoracées. Une seule espèce a été rencontrée parasite sur un *Mucor* coprophile :

* *S. racemosum* Cohn. — Rare. Clermont.

PIPTOCEPHALIS de Bary : — Les espèces déterminées sont :

P. Freseniana de Bary et Woronin. — Commune dans le sol.

P. Cylindrospora Bainier. — Sur *Mucor*, *Thamnidium* ; coprophile et terricole.

* *P. fusispora* Van Tieghem. — Sur un *Mucor* coprophile.

* *P. repens* Van Tieghem. — Sur un *Mucor* coprophile.

* *P. microcephala* Van Tieghem. — Sur un *Mucor* coprophile.

Nous terminons cette liste en signalant quelques espèces que THAXTER a groupées dans le tribu de Coemansiées, se rattachant à la famille des Céphalidacées.

COEMANSIA Van Tieghem : — *Coemansia* sp., ressemblant au *C. renversa* Van Tieghem, mais les conidies sont beaucoup plus grandes.

* *MARTENSELLA* Coemans. — *M. pectinata* Coemans.

* *CORONELLA* Grouan. — *C. nivea* (*Kicksiella alabastrina* Coemans) Grouan.

Les représentants de ces trois derniers genres sont rencontrés dans les milieux coprophiles, sauf le premier qui a été rencontré aussi dans le sol (forêt, tourbières).

La présente liste, fort peu complète pour ce qui est des espèces coprophiles ou d'autre nature, groupe la plupart des Mucorinées terricoles de notre région ; elles sont accompagnées

de nombreux Hyphomycètes, Aspergillées surtout, menant, comme l'ont démontré DALE (1912), BRIERLEY, JEWSON (1927), etc., une vie active dans une couche du sol de plus d'un mètre de profondeur.

*
**

Il est encore difficile actuellement de se faire une idée de l'état de la végétation naturelle des champignons du sol. C'est qu'en effet la reconnaissance des espèces n'est possible qu'après la culture ; or il va sans dire qu'une étude faite dans ces conditions est incomplète, puisqu'elle se rapporte seulement aux espèces particulièrement favorisées par le milieu artificiel.

Chez les Mucorinées, les résultats obtenus par HAGEM (1907), par LENDNER (1908), par JENSEN (1912), etc., ne sont intéressants qu'au point de vue systématique ; l'essai que nous faisons connaître ici ne peut être considéré comme définitif, par suite d'une technique encore incomplète (1).

La première notion que nous avons dégagée de notre étude est l'uniformité de la microflore mycologique terricole, s'opposant à la variabilité des propriétés de ce sol. De nombreuses espèces, désignées par les différents auteurs comme spéciales à certaines régions ou à certains groupements végétaux, n'ont pas en réalité de valeur écologique. C'est ainsi que, par exemple, le *Mucor spinosus*, le *Mucor Ramannianus*, le *Zygorhynchus Moelleri* et le *Mucor racemosus*, rencontrés par MÖLLER (1903) parmi les Mycorhizes du Sapin, sont, comme on sait, parmi les espèces les plus répandues et que le *Mucor hiemalis*, le *M. griseo-cyanus*, l'*Absidia glauca*, l'*A. cylindrospora*, etc., mentionnés par PISPEK (1925) seulement dans les régions alpines, pullulent dans la plaine de notre région.

Les différents sols ne sont pas également riches en flore microfungique. Mais à force d'observations répétées et éten-

(1) Les échantillons de terre étaient prélevés et conservés dans les tubes stérilisés, puis inoculés dans les milieux artificiels, le pain bouilli, comme l'a indiqué LENDNER, étant préférable. La décoction des mêmes terres que les échantillons inoculés ne se montre pas une productivité supérieure à celle des milieux ordinaires.

dues, on voit que leur différence réside plutôt dans la fréquence que dans la différence des espèces. Celles-ci se montrent, pour la plupart, indifférentes à l'égard de l'altitude, de la température ou du chimisme du sol où elles se trouvent, et certaines d'entre elles se répandent presque partout, même sous les maigres touffes des végétaux des pentes arides et dénudées (1). Toutefois les conditions optimales sont réalisées par une humidité et une acidité convenables d'un humus profond qui permet une végétation plus luxuriante de ces Champignons.

Cependant, on remarque souvent une variabilité plus appréciable en espèces, dans les prairies, les cultures les vignes et même les chênaies de la basse région. Nous y avons rencontré, ainsi, avec la plupart d'espèces communes que nous signalons plus loin, d'autres espèces non moins fréquentes, que l'on trouve rarement dans les sols ailleurs. Les unes sont généralement coprophiles, les autres, le plus souvent d'une autre nature que terricoles, telles que *Mucor Mucedo*, *Thamnidium elegans*, *Rhizopus nigricans*, *Chaetocladium Jonesii*, *Pilaira Cesatii*, *P. Moreaui*, *Circinella spinosa*, etc., indiquent vraisemblablement l'intensité de l'influence de l'homme ou de bétail.

C'est donc sur les forêts, les tourbières et les groupements végétaux de l'étage alpin qui ont échappé à peu près aux influences étrangères que nous allons porter notre attention.

Forêts : — Avec un sol frais profond, la hêtraie réalise des conditions particulièrement favorables aux Mucorinées édaphiques. Dans quelques fûtaies pures (Vallée de Chaudefour, 1.400 m., Flanc du Montcineyre, 1.300 m., Vallée d'Anglard, 1.100 m.) de nombreuses espèces ont été rencontrées dont les plus communes sont : *Mucor hiemalis*, *M. Ramannianus*, *M. flavus*, *M. racemosus*, *M. globosus*, *Absidia glauca*, *A. Orchidis*, *A. spinosa*, sans compter les autres un peu moins fréquentes. Parmi les résineux, la pessière ombragée est aussi riche en espèces ainsi que le démontrent, par exemple, les nombreu-

(1) Citons comme exemple que certains *Mucor* et le *Zygorhynchus Mølleri* ont été trouvés sur la terre volcanique sous le *Polytrichum juniperinum* (Puy de la Platte, 1.450 m.) et sur la cinérite où croissent quelques rares touffes de *Festuca duriuscula* (Varenne, vers 1.000 m.).

ses prises faites dans la forêt de Courbanges (1.250 m.). Citons dans l'ordre de fréquence décroissante : *Mucor hiemalis*, *M. Ramannianus*, *M. racemosus*, *Absidia spinosa*, *Mucor flavus*, *M. sp.*, *Piptocephalis Freseniana*, puis *Zygorhynchus Møelleri*, *Mucor silvaticus*, *M. spinosus*, *Absidia Orchidis*, *A. glauca*, *A. cylindrospora*, *M. strictus*, *M. lamprosporus*, puis plus rares, *M. circinelloïdes*, *M. geophilus*, *Mortierella Bainieri*, *Cæomanisia sp.* Par contre, la pineraie est, remarquons-nous souvent, plus pauvre ; on y rencontre la plupart des espèces précitées, mais moins fréquemment.

Landes : — La lande à *Sarothamnus*, établie généralement sur un substratum sec et relativement stérile, semble pauvre en végétation microfongique. Seules, quelques Mucorinées, telles que *Mucor hiemalis*, *M. globosus*, *Absidia glauca*, *A. Orchidis*, y sont abondantes ; les terrains sous ces broussailles, dépourvus de l'installation herbacée muscinale, sont surtout occupés par les autres Hyphomycètes. Il n'en est pas de même pour la Callunaie ou la Vacciniaie, où le sol plus frais et plus riche en humus renferme les Mucorinées en abondance ; même dans ces landes d'une altitude assez élevée et d'un accès difficile (Vacciniaie du Puy Ferrand, 1.800 m., par exemple), on rencontre assez fréquemment *Mucor flavus*, *M. Ramannianus*, *Zygorhynchus Møelleri*, *Cunninghamella elegans*, etc., en dehors des espèces précitées.

Pelouses : — Même dans les régions les plus élevées, la Nardaie, dans un sol frais et acide, nous a fourni de nombreuses espèces, dont les plus fréquentes sont, presque toujours les mêmes, *Mucor hiemalis*, *M. spinosus*, *Zygorhynchus Møelleri*, *Absidia Orchidis*, *A. cylindrospora*, *A. spinosa*, puis *Mucor griseo-cyanus*, *M. Ramannianus*, *M. flavus* ; nous citons encore *M. dispersus* et *M. proliferus* que nous n'avons pas rencontrés ailleurs. D'autre part, les mycéliums de ces Mucorinées doivent rester intacts sous la couverture de neige qui persiste au moins pendant six mois dans ces régions ; car, même sous la neige (Puy Ferrand, 1.848 m.), nous avons trouvé le *Mucor hiemalis* accompagnant d'autres *Mucor*, *Botrytis*, *Sporotrichum*, *Alter-*

naria, etc. D'ailleurs LENDNER (1938) a signalé plusieurs espèces en plein glacier.

Tourbières : — Les Mucorinées se rencontrent dans les tourbières depuis les dépôts strictement lacustres, toujours submergés jusqu'à la tourbe desséchée. La vase mouillée, à population algale abondante, se montre, à part quelques Hyphomycètes, d'une grande pauvreté fongique; il en est de même pour les mottes à *Sphagnum*. Est-ce, comme l'a démontré FIEGS (1920), que l'apparition du *Mucor* dans ces milieux aquatiques, demande une quantité plus élevée de substance hydrocarbonée que les autres Champignons? Cependant, certaines Mucorinées, surtout le *Mucor hiemalis*, peuvent être couramment rencontrées. La tourbe nue est riche en *Mortierella*, *Zygorhynchus*, *Absidia*; le nombre des espèces augmente dans les tourbières plus évoluées, surtout sous les broussailles ou les arbrisseaux. D'une façon générale, malgré leur acidité et leur humidité, les tourbières sont moins riches en Mucorinées que les prairies ou les forêts, et cette richesse est d'autant plus faible que la tourbière est plus jeune. D'après de nombreuses enquêtes sur les hautes et basses tourbières et les tourbières de pentes de la région montdorienne, nous reconnaissons comme espèces communes : *Mucor hiemalis*, *M. racemosus*, *M. spinosus*, *M. Ramannianus*, *M. circinelloides*, *Zygorhynchus Mölleri*, puis, disposés toujours suivant l'ordre de fréquence décroissante, *Mucor globosus*, *M. flavus*, *M. strictus*, *M. griseocyanus*, *Mortierella turficola*, *Cunninghamella elegans*, *M. sp.*, *Mortierella Bainieri*, *M. humicola*, accompagnant de nombreux représentants des Hyphomycètes, tels que : *Sporotrichum*, *Botrytis*, *Alternaria*, *Acromium*, *Verticillium*, *Fusarium*, *Trichoderma*, *Aspergillus*, les Périsspororiacées, et même les Saprolegniées. Nous y ajoutons encore quelques espèces que nous n'avons rencontrées qu'une ou deux fois et considérées provisoirement comme rares : *Mucor Wosnessenskii* (lac de Bourdouze, sous le *Sphagnum*), *M. tenellus* (id.), *M. laxorhizus* (Prairie tourbeuse de la plaine de Moutons), *M. mucilagineus* (Motte à *Calluna*, lac de Bourdouze), *M. Jansseni* (Ravin tourbeux, vers le Puy Ferrand), *Zygorhynchus macrocarpus* (id.),

Mortierella simplex (tourbière de la Barthe), *Cœmansia* sp. (tourbière de la Barthe), etc. Parmi ces espèces rencontrées, plusieurs ont été découvertes par SCHOSTAKOWITSCHE, HAGEM, LENDNER, en Sibérie, en Norvège, ou dans les Alpes ; leur présence, sans doute, à la suite de leur cosmopolitisme, ne permet pas de leur attribuer une signification spéciale.

Ces Mucorinées sont surtout abondantes vers la surface du sol dans 0,5 à 1 m. de profondeur. Il est inutile d'établir une liste des champignons trouvés dans les différents niveaux du sol et dont les représentants sont très variables. Disons seulement que les sondages effectués dans quelques hautes tourbières (Bargerresse, 1.240 m., la Barthe, 1.200 m., Pont de Chamouze, 1.185) nous montrent que la tourbe est généralement stérile à partir de 2 m. de profondeur ; cependant nous avons rencontré à 2,5 m. et même à 3 m., exceptionnellement en effet, le *Mucor Ramannianus*, *Fusarium*, *Botrytis*, et quelques autres Hyphomycètes.

Terminons cette revue en signalant simplement que la vase salée (Saint Nectaire) n'a qu'une flore fongique appauvrie ; on y rencontre seulement : *Mucor hiemalis*, *M. racemosus*, *Zygorhynchus Mølleri* et quelques autres Mucorinées et Mucédinées. Sur la pente ensoleillée où s'installe une végétation xérophile (Pardines, 600 m.) la sécheresse et l'alcalinité du substratum ne permettent pas non plus d'avoir une récolte notable des Mucorinées.

*
* *

Telle est, très sommairement esquissée, la distribution des Mucorinées édaphiques de la région montdorienne, où nous avons répété, pendant trois ans, à l'époque des vacances, les mêmes observations. Si la richesse et la complexité des groupements des végétaux supérieurs sont conditionnées par la nature du substratum et les variations climatiques, les Champignons inférieurs, au moins les Mucorinées, sont plus indifférents à ces divers facteurs. La majorité des espèces, le *Mucor hiemalis* principalement, sont répandues un peu partout,

quoique avec plus ou moins de fréquence et d'abondance. Nous croyons, ainsi, qu'il est d'une utilité douteuse d'établir une énumération floristique de ces Champignons suivant les milieux ou les stations.

Ces quelques remarques, dont la synthèse plus complète et plus précise est encore une œuvre impossible à l'heure actuelle, nous permettent de donner un premier coup de vue sur l'état de la végétation naturelle, mot ici prétentieux, des Mucorinées du sol.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARTHUR (J. C.). — The movement of protoplasm in cœnocytic hyphæ (*Ann. of Bot.*, XI, pp. 491-507, 1897).
- ATKINSON (G. F.). — The morphology of *Zygoryhnchus* and its relations to the Ascomycetes (*Science*, N. S., XXV, p. 151, 1912).
- BACH (D.). — La nutrition azotée des Mucorinées : Assimilation des sels ammoniacaux (*C. R. Ac. Sc.*, CLXXXIV, pp. 766-768, 1927).
- La nutrition azotée des Mucorinées : Assimilation de l'azote uréique (*C. R. Ac. Sc.*, CLXXXV, 5 déc. 1927).
- BACH (D.) et GESBRON (R.). — La germination des spores de *Mucor spinosus* Van Tieghem (*C. R. Soc. Biol.*, XCVII, p. 1332, 1927).
- BACHMANN (H.). — *Mortierella Van Tieghemi*, Beitrag zur Physiologie der Pilze (*Jahr. f. wiss. Bot.*, XXXIV, p. 151, 1912).
- BAINIER (G.). — Observations sur les Mucorinées (*Ann. des Sc. Nat., Bot.*, sér. 6, XV, pp. 342-356, 1883 a).
- Sur les zygosporées des Mucorinées (*Ann. des Sc. Nat., Bot.*, sér. 6, XV, pp. 70-104, 1883 b).
- Nouvelles observations sur les zygosporées des Mucorinées (*Ann. des Sc. Nat., Bot.*, sér. 6, XIX, pp. 200-216, 1884).
- Sur quelques espèces de Mucorinées nouvelles ou peu connues (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XIX, Fasc. 2, p. 153, 1903).
- BAINIER (G.) et SARTORY (A.). — Etudes morphologiques et biologiques du *Muratella elegans*, g. nov. sp. nov. (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XXIX, pp. 129-136, 1913).
- BAIRD (E. A.). — The structure and behavior of the nucleus in the life-history of *Phycomyces nitens* K. and *Rhizopus nigricans*, Ehrbg. (*Trans. Wisconsin. Ac. Sc. Arts and Letters*, XXI, p. 357, 1924).
- BARBARA PRICE (B. A.). — Recherches sur les espèces élémentaires dans le genre *Mucor* (*Mucor hiemalis*) (*Bull. Soc. Bot. Genève*, sér. 2, XIX, fasc. 1, 1927).
- BARY (A. de). — *Syzygites megalocarpus*, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze, I, pp. 74-78, 1864.
- BARY (A. de) und WORONIN (M.). — Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze (*Dritte Reihe Abhand. d. Senckenberg Gesell.*, Bd. II, p. 133, 1890).
- BEAUVÉRIE (J.). — Etude sur le polymorphisme des champignons (*Ann. de l'Univ. de Lyon*, 1^{re} sér., fasc. 3, 1900).
- BEHRENS (J.). — *Centralblatt f. Bact.*, VIII, p. 267, 1902 et IV, p. 514, 1898 (cité d'après LENDNER, 1908).
- BEZSSONOFF (N.). — Sur l'obtention expérimentale de la sexualité chez les champignons et sur la structure typique du plasma sexuel (*C. R. Ac. Sc.*, CLXX, pp. 288-290, 1920).

- BLAKESLEE (A. F.). — Sexual reproduction in the Mucorineæ (*Proc. Amer. Ac. Arts and Sc.*, XL, pp. 205-319, 1904).
- Two conidia bearing Fungi, *Cunninghamella* and *Thamnocephalis* (*Bot. Gaz.*, LX, pp. 164-170, 1903).
- Zygosporer germinations in the Mucorineæ (*Ann. Myc.*, IV, pp. 1-28, 1906 a).
- Differentiation of sex in thallus, Gametophyte and Sporophyte (*Bot. Gaz.*, XLII, pp. 161-178, 1906 b).
- Nature and significance of sexual differentiation in plantes (*Science*, N. S., XXV, pp. 366-372, 1907 a).
- Heterothallism in Bread Mold *Rhizopus nigricans* (*Bot. Gaz.*, XLIII, pp. 415-418, 1907 b).
- Paper on Mucors (*Bot. Gaz.*, XLVII, pp. 418-423, 1909).
- Conjugaison in the heterogamic genus *Zygorhynchus* (*Myc. Centralbl.*, II, p. 241, 1913 a).
- A possible means of identifying the sex of (+) and (—) race in the Mucor (*Science*, N. S., XXXVII, pp. 880-884, 1913 b).
- Sexual Reactions between hermaphroditic and dioecious Mucors (*Biological Bulletin*, XXIX, n° 2, pp. 87-103, 1915).
- Sexuality in Mucor (*Science*, N. S., LI, pp. 375-382, 1920 a).
- Mutation in Mucors (*The Journ. of Heredity*, XI, 278-284, 1920 b).
- BLAKESLEE (A. F.), CARTLEDGE (J. L.), and WILSON (D. S.). — Sexual dimorphism in *Cunninghamella* (*Bot. Gaz.*, Vol. LXII, n° 4, pp. 185-219, 1921).
- BLAKESLEE (A. F.), CARTLEDGE (J. L.), WELCH (D. S.) and BERGNER (A. D.). — Sexual Dimorphism in Mucorales, I, Intraspecific reactions (*Bot. Gaz.*, LXXXIV, n° 1, pp. 27-50, 1927).
- BLAKESLEE (A. F.) and CARTLEDGE (J. L.). — Sexual Dimorphism in Mucorales, II. Interspecific Reactions (*Bot. Gaz.*, LXXXIV, pp. 51-57, 1927).
- BLAKESLEE (A. F.), WELCH (D. S.) and CARTLEDGE (J. L.). — Technique in contrasting Mucor (*Bot. Gaz.*, LXXII, pp. 162-172, 1921).
- BREFELD (O.). — Zygomyceten (*Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze*, Leipzig, I, pp. 1-64, 1872).
- Ueber Kopulierende Pilze (*Sitzungsber. d. Gesell. nat. tr.*, Berlin, et in *Bot. Zeit.*, Bd 33, 1875).
- Ueber die geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fruchtformen bei kopulierenden Pilzen (*Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur.*, LXXVIII, pp. 71-84, 1900).
- BRESLAUER (A.). — A propos du dimorphisme sexuel des Mucorinées (*Bull. Soc. Bot. de Genève*, 2^e sér., Vol. IV, pp. 288-294, 1912).
- BRIERLEY (W. B.), JEWSON (S. T.) and BRIERLEY (M.). — The quantitative study of soil Fungi (*Proceed. and Papers of the First Internat. Congress of Soil Sc.*, June 13-22, Vol. III, 24 p., 1927).
- BROWN (W.). — On the germination and growth of Fungi at various temperatures and in various concentrations of oxygen and of carbon dioxide (*Ann. of Bot.*, XXXVI, n° CXLII, pp. 257-283, 1922).
- BULLER (A. H.-R.). — Upon the ocellus function of subsporangial swelling of *Pilobolus* (*Trans. Brit. Myc. Soc.*, VII, pp. 61-64, 1921).
- BUSGEFF (H.). — Ueber Sexualität, Variabilität und Vererbung bei *Phycomyces nitens* (*Ber. d. deutsch. Bot. Ges.*, XXX, pp. 679-685, 1912).

- Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erbllichkeit bei *Phycomyces nitens* Kunze (*Flora*, VII, p. 239, 1914 a).
- Ueber den Parasitismus des *Chetocladium* und die heterocaryotische Natur der von ihm auf Mucorineen erzeugtem Gallen (*Zeitschr. f. Bot.*, XII, p. 4, 1914 b).
- Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erbllichkeit bei *Phycomyces* (*Flora*, N. F., VIII, pp. 353-448, 1915).
- Sexualität und Parasitismus bei Mucorineen (*Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XXXVIII, pp. 318-327, 1920).
- Untersuchungen über Sexualität und Parasitismus bei Mucorineen (*Bot. Abhandlungen*, IV, p. 1, 1924).
- Ueber Arten und Artkreuzung in der Gattung *Phycomyces* Kunze (*Flora*, N. F., 18-19, 40-46, 1925).
- BURGEFF (H.) und SEYBOLD (A.). — Zur Frage der biochemischen Unterscheidung der Geschlechter (*Zeitschr. f. Bot.*, XIX, pp. 497-537, 1927).
- BURGER (O. F.). — Sexuality in *Cunninghamella* (*Bot. Gaz.*, LXIII, pp. 134-146, 1919).
- CHODAT (R.). — Expériences relatives à l'action des basses températures sur le *Mucor Mucedo* (*Bull. de l'Herbier Boissier*, IV, n° 12, 1896).
- CHODAT (R.) et SCHOPFER (W.-H.). — Carotine et sexualité (*C. R. Séances de la Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, XLIV, n° 3, pp. 176-179, 1927).
- CORNU (M.). — Notes (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, XXIII, pp. 13-14, 1876).
- CORRENS (C.). — Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gesmischgeschlechtiger Pflanzen (*Beit. f. Bot.*, XII, pp. 49-60, 1920).
- COSTANTIN (J.). — Sur l'*Amblyosporium bicollum* et le *Mucor plasmaticus* (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, LIV, p. 35, 1887).
- COUCH (J. N.). — Heterothallism in *Dictyuchus*, a genus of the water moulds (*Ann. of Bot.*, XL, pp. 847-881, 1926).
- COUPIN (H.). — Sur la nutrition carbonée d'une Mucorinée, le *Rhizopus nigricans* (*C. R. Ac. Sc.*, CLXXXVI, p. 251, 1928).
- CUTTING (E. M.). — Heterothallism and similar phenomena (*New Phytol.*, XX, 10-16, 1921).
- DALE (E.). — On the Morphology and Cytology of *Aspergillus repens* De Bary (*Ann. Mycol.*, VII, pp. 215-225, 1909).
- On the Fungi of the soil (*Ann. Myc.*, X, p. 452, 1912).
- DANGEARD (P.-A.). — Les ancêtres des champignons supérieurs, Ch. V, Les Mucorinées (*Le Botaniste*, 9^e sér., pp. 227-252, 1906 a).
- La fécondation nucléaire chez les Mucorinées (*C. R. Ac. Sc.*, CXLII, pp. 645-646, 1906 b).
- La reproduction sexuelle envisagée dans sa nature, dans son origine et dans ses conséquences (*Le Botaniste*, sér. XIII, fasc. VI, 285-327, 1915).
- La métachromatine chez les Mucorinées (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XXXII, pp. 42-48, 1916).
- DANGEARD (P.-A.) et LÉGER (M.). — Recherches sur la structure des Mucorinées (*C. R. Ac. Sc.*, CXVIII, 9 févr. 1894).
- La reproduction sexuelle chez les Mucorinées (*C. R. Ac. Sc.*, CXVIII p. 547, 3 mars 1894).
- DAUPHIN (J.). — Nouvelles recherches sur l'appareil reproducteur des Mucorinées (*C. R. Ac. Sc.*, 1906).

- Contribution à l'étude des Mortiérellées (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 9^e sér., VIII, pp. 1-112, 1908).
- DUNN (G. A.). — A comparative study of the two races of *Rhizopus nigricans* (*Physiol. Res.*, II, pp. 301-339, 1921).
- DURANDART (M.). — Influence combinée de la température et du milieu sur le développement du *Mucor Rouxii* (*C. R. Ac. Sc.*, CVL, p. 1026, 1912).
- EHRENBERG (C. F.). — *Syzygites*, ein neue Schimmelpilzgattung nebst Beobachtungen über sichtbare Bewegung in Schimmeln. (*Verhandl. der Gesellsch. nat. Freunde*, Berlin, I, p. 98, 1820).
- ELFVING (F.). — Phycomyces und die sogenannte physiologisch Fernwirkung (*Ofvers. af. Finsk. Vet. Soc. Förhandl.*, LX, Afd. A., n° 18, p. 1, 1917).
- FABRE (G.). — Effets de l'activation de l'atmosphère par l'émanation de radium sur la germination et la poussée de divers organismes végétaux (*C. R. Séances Soc. Biologie*, Paris, LXX, pp. 187-188, 1911).
- FALCK (R.). — Die Bedingungen und Bedeutung der Zygotenbildung bei *Sporodinia grandis* (*Cohn's Beit. zur Biologie der Pflanzen*, VIII, pp. 213-306, 1901).
- FIEGS (E.). — Beiträge zur Oekologie der Wasserpilze (*Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XXXVII, pp. 496-502, 1920).
- FISCHER (A.). — Phycomyceten (*Rabenhorst's Kryptogamenflora v. Deutschland*, Bd. 1, Abt. 4, Mucorineæ, 1892).
- GAYON (U.). — Sur les Moisissures et la fermentation alcoolique (*C. R. Ac. Sc.*, LXXXVI, pp. 52-54, 1878).
- GEBEL. — Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen (*Biol. Zentralbl.*, Bd. XXX, p. 659, 1910).
- GREEN (E.). — Life History of *Zygorhynchus Mölleri* (*Ann. Bot.*, XLI, n° CLXIII, pp. 419-435, 1927).
- GROSSMANN (H.). — The occurrence of *Zygorhynchus Mölleri* in Michigan (*13th report of the Michigan Ac. Sc.*, p. 204, 1911).
- GRÜBER (E.). — Ueber das Verhalten der Zellkerne in den Zygosporen von *Sporodinia grandis* (*Bericht d. deutsch. bot. Ges.*, XIX, pp. 91-56, 1901).
- Einige Beobachtungen über den Befruchtungsvorgang bei *Zygorhynchus Mölleri* Vuill. (*Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XXX, pp. 126-133, H. 3, 1912).
- GUÉGUEN (F.). — Recherches sur le *Mucor sphærosporus* Hagem. Les variations de la cytologie et de ses chlamydospores (*Journ. of Bot.*, t. XXII, pp. 215-243, 1909).
- Sur un nouvel organe différencié du thalle des Mucorinées (*C. R. Ac. Sc.*, CLII, 1911).
- GUILLERMOND (A.). — Sur les microsomes et les granulations lipoides de la cellule végétale (*C. R. Ac. Sc.*, CLXXII, p. 1676, 1921).
- GWYNNE-VAUGHAN (H. C. I.) and BARNES (B.). — The Structure and Development of the Fungi (*Cambridge*, 1927).
- HAGEM (O.). — Untersuchungen über norwegische Mucorineen I. (*Videnskabselskabs Strifter I. Mathem. naturw. Klasse*, n° 7, 1907).
- Neue Untersuchungen über norwegische Mucorineen (*Annales Mycologici*, III, n° 3, pp. 265-286, 1910).
- HALL (A.), MILLER (N. H. J.) and GIMINGHAM (C. T.). — Nitrification in acid Soils (*Proceed. Royal Soc.*, B., LXXX, p. 196, 1908).

- HAMAKER. — A culture medium for the zygospores of *Mucor stolonifer* (*Sciences*, N. S., XXIII, p. 740, 1906).
- HANSEN. — *Bot. Ztg.*, 4 Ab., LV, p. 414, 1897.
- HARDER (R.). — Microchirurgisch Untersuchungen über die geschlechtliche Tendenz der Paarkerne des homothallischen *Coprinus sterquilinus* (*Planta. Archiv. f. wiss. Bot.*, II, pp. 446-453, 1926).
- Ueber Geschlechtsverlust, bzw Verlust der Kopulationsfähigkeit bei *Pholiota mutabilis* (*Ber. d. deut. bot. Gesells.*, XLV, p. 55, 1927).
- HARPER (R. A.). — Cell division in sporangia and asci (*Ann. of Bot.*, XIII, n° 52, pp. 467-525, 1899).
- HARTER (L. L.) and LAURITZEN (G. I.). — Some physiological variations in strains of *Rhizopus nigricans* (*Journ. Agr. Res.*, XXVI, pp. 363-374, 1923).
- HENCKEL. — Einige Beobachtungen zur Histologie der Mucoraceen (*Scripta botanica Horti Univers. Petropolitane*, fasc. XXIII, pp. 124-132, 1905-1906).
- ISTVANFFI (G.). — A penészek sejtmagváról (De fungorum nucleis) (*Magyar Növénytani Lapok* XIII, p. 33, 1889).
- Ueber die Rolle der Zellkerne bei der Entwicklung der Pilze (*Ber. d. Deutsch. bot. Ges.*, XIII, p. 455, 1895).
- JENSEN (C. N.). — On the fungous flora of the soil (*Cornell Univ. Agric. Station, Bull.* 315, 1912).
- JOYET-LAVERGNE (Ph.). — La sexualisation cytoplasmique et les caractères physico-chimiques de la sexualité (*Protoplasma*, III, pp. 357-390, 1928).
- JOLIVETTE (H. D. M.). — Studies in reactions of *Pilobolus* to light stimuli (*Bot. Gaz.*, LVII, p. 89, 1920).
- KANOUSE (B. B.). — The life-history of a new homothallic *Mucor* (*Papers Micel. Ac. Sc. Arts and Lettres*, III, pp. 123-130, 1924).
- KEENE (M. L.). — Cytological study of the zygospores of *Sporodinia grandis* (*Ann. of Bot.*, XXVIII, pp. 455-474, 1914).
- Studies of zygospore formation in *Phycomyces nitens* Kunze (*Trans. Wisconsin. Ac. Sc. Arts et Letters*, XIX, pp. 1193-1220, Pl. 16-18, 1919).
- KLEBS (G.). — Zur Physiologie der Fortpflanzungseigniger Pilze, I. *Sporodinia grandis* (*Jahrb. wiss. Bot.*, XXXII, pp. 1-70, 1898).
- Ueber *Sporodinia grandis* (*Bot. Zeit.*, LX, n° 12, pp. 178-199, 1902).
- KLEIN (J.). — Zur Kenntniss der *Pilobolus* (*Pringsheims Jahrb. für Wissensch. Bot.*, VIII, p. 325, 1872).
- KOMINAMI (K.). — *Zygorhynchus japonicus*, une nouvelle Mucorinée hétérogame isolée du sol de Japon (*Mikol. Centrbl.* Bd. 5, pp. 1-14, 1914).
- KORPATSCHESKA (J.). — Sur le diphormisme physiologique de quelques Mucorinées (*Bull. Soc. Bot. Genève*, 2^e sér., I, 1909).
- KOSTYTCHEW (S.) and ELIASBERG (P.). — *Journ. Russ. Bot. Soc.*, IV, 1919 (cité d'après SATINA et BLAKESLEE, 1925).
- Ueber Invertase von *Mucor racemosus* (*Hoppe-Seglers Zschr. für Physiol. Chem.*, CCXXXIII, p. 418, 1922).
- KOZLOWSKI. — Sur l'origine des oléoleucites chez les Hépatiques à feuilles (*C. R. Ac. Sc.*, 1921).
- LAURENT (E.). — Sur la production de glycogène chez les champignons cultivés dans les solutions sucrées peu concentrées (*C. R. Ac. Sc.*, le 7 sept. 1903).

- LÉGER (M.). — Recherches sur la structure des Mucorinées, Poitiers, 1895.
- LENDNER (A.). — Des influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des champignons (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 8^e sér., III, 1897).
- Recherches histologiques sur les zygospores du *Sporodinia grandis* (*Bull. de l'Herbier Boissier*, sér. II, VIII, p. 77, 1908 a).
- Les Mucorinées de la Suisse (*Matériaux pour la flore cryptogamique suisse*, Vol. III, fasc. 4, pp. 1-180, Berné, 1908 b).
- Observations sur les zygospores des Mucorinées (*Bull. Soc. Bot. Genève*, 2^e sér., II, pp. 56-59, 1910).
- Nouvelle contribution de la flore cryptogamique suisse (*Bull. Soc. Bot. Genève*, 2^e sér., II, 1910).
- Les mucorinées géophiles récoltées à Bourg St-Pierre (*Bull. Soc. Bot. de Genève*, 2^e sér., X, pp. 362-376, 1918).
- Culture expérimentale du *Spinellus macrocarpus* (*Bull. Soc. Bot. Genève*, t. VIII, p. 8-9, 1921).
- Une Mucorinée nouvelle du genre *Absidia* (*Bull. Soc. Bot. Genève*, 2^e sér., XV, pp. 147-152, 1923).
- LINDER (P.). — *Wochensch. Bräuerei*, XX, 1912 (cité par Satina et Blakeslee, 1925).
- Eine nachmahlige Nachprufung der Verhaltens zweier Phycomycesstämme gegenüber vermögen (*Ber. deut. Bot. Gesell.*, XXXIV, p. 448, 1916).
- LINDNER (P.) und GLAUBITZ. — Verlust der Zygosporen-bildung bei anhaltender Kultur der + und — Stämmes von *Phycomyces nitens* (*Ber. deutsch. bot. Gessellsch.*, XXXI, n^o 6, pp. 316-318, 1913).
- LING (Y.). — Etude morphologique, cytologique et microchimique d'une nouvelle Mucorinée, *Pilaira Moreau* (Clermont-Ferrand, 1926).
- Sur l'existence d'« hybrides imparfaits » entre thalles de la même espèce chez les Mucorinées (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, LXXIV, pp. 727-729, 1928).
- LOPIRORE (G.). — Ueber Einwirkung der Kohlensäure auf das Protoplasma der lebenden Pflanzenzelle (*Jahrb. f. Wiss. Bot.*, XXVII, 53-626, 1895).
- LUTZ (L.). — Sur une caryomixie normale dans les chlamydospores du *Penicillium glaucum* (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, LXVIII, pp. 169-171, 1921).
- MANGIN (L.). — Observations sur la membrane des Mucorinées (*Journ. de Bot.*, XIII, pp. 209, 276, 307, 339, 371, 1899).
- MATRUCHOT (L.). — Sur la structure et l'évolution du protoplasma des Mucorinées (*C. R. Ac. Sc.*, CXXVI, pp. 1363-1365, 1898).
- Sur une structure particulière du protoplasma chez une Mucorinée (*Rev. gén. Bot.*, XII, 1900).
- Notes mycologiques. *Piptocephalis Tieghemiana* (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XVI, pp. 58-64, 1900).
- Sur un nouveau mode de la formation de l'œuf chez les *Piptocephalis* (*C. R. Ac. Sc.*, CXXIX, 1899).
- Une Mucorinée purement conidienne, *Cunninghamella africana* (*Ann. Myc.*, t. I, 1903).
- Mc CORMICK (F. A.). — Homothallic conjugation in *Rhizopus* (*Bot. Gaz.*, LI, pp. 229-230, 1911).
- Development of the zygospores of *Rhizopus nigricans* (*Bot. Gaz.*, LIII, pp. 67-67, 1912).

- MÖLLER (A.). — Untersuchungen über ein- und zweijährige Kiefern in Märkischem Landboden (*Zeits. f. Forst. und Jagdwesen*, Heft 5-6, 1903).
- MOREAU (F.). — Première note sur les Mucorinées. Le noyau au repos, le noyau en division : mitose et amitose (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XXVII, pp. 204-209, 1911 a).
- Deuxième note sur les Mucorinées. Fusions de noyaux et dégénérescence nucléaire dans la zygosporé. Fusions de noyaux sans signification sexuelle (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XXVII, pp. 334-341, 1911 b).
- Les phénomènes intimes de la reproduction sexuelle chez quelques Mucorinées hétérogames (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, LVIII, pp. 618-623, 1911 c).
- Sur la reproduction sexuée de *Zygorhynchus Mælleri* Vuill. (*C. R. Soc. Biol.*, LXXIII, p. 14, 6 juillet 1912 a).
- Les phénomènes morphologiques de la reproduction sexuelle chez le *Zygorhynchus Dangeardi* Moreau (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, LIX, pp. 717-729, 1912 b).
- Recherches sur la reproduction des Mucorinées (*Le Botaniste*, XIII, pp. 1-136, 1913).
- Nouvelles observations sur les Mucorinées (*Bull. Soc. Myc. France*, XXXIII, p. 34, 1917).
- NADSON (G. A.) et PHILIPPOV (G.). — Influence des rayons X sur la sexualité et la formation des Mutantes chez les Champignons (Mucorinées) (*C. R. Soc. Biol.*, XCIII, no 26, pp. 473-475, 1925 a).
- Une nouvelle Mucorinée *Mucor Guillermondii*, nov. sp. et ses formes-lévures (*Rev. gén. Bot.*, XXXVII, pp. 450-461, 1925 b).
- Action excitante des rayons ultra-violet sur le développement des Levures et des Mucorinées (*C. R. Séances Soc. Biol.*, 4 fév. 1928 a).
- De la formation de nouvelles races stables chez les Champignons inférieurs sous l'influence des rayons X (*C. R. Ac. Sc.*, CLXXXVI, pp. 1566-1568, 1928 b).
- NAMYLOWSKI (B.). — *Zygorhynchus Vuilleminii*, une nouvelle Mucorinée isolée du sol et cultivée (*Ann. Mycol.*, VIII, 1910).
- Studien über Mucorineen (*Bull. Ac. Sc. Cracovie*, Cl. Sc. Math. et Nat., pp. 477-520, 1911).
- *Rhizopus nigricans* et les conditions de la formation des zygosporés (*Bull. Ac. Sc. Cracovie*, Math. et Natur., pp. 676-692, 1906).
- Nowe poglady, naplirowose plesniakow. Wars Vrawa Wszechsviat, 1911.
- État actuel des recherches sur les phénomènes de la sexualité des Mucorinées (*Rev. gén. de Bot.*, XXXII, pp. 193-215, 1920).
- NAUMOFF (N.). — Tablitsii dlya oprédélieniya prédétavitéléi Mucoraceæ (*Byouro po mikologie i fitopatologie ouchénago komitéta*, 1915).
- Les bases morphologiques de la systématique dans la famille des Mucorinées (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XL, p. 86, 1924).
- Matériaux pour la flore mycologique de la Russie (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XXX, pp. 382-390, 1914).
- NECHITCH (A.). — Sur les ferments de deux levains de l'Inde (Thèse, Genève, 1904).
- NIELSEN (N.). — Studies on the sexuality of homothallic Mucors (*Hereditas*,

- IX, pp. 236-244, 1927), analysé par Pictet (Année biol., 3^e sér., t. III, p. 245, 1927-28).
- ORBAN (G.). — Untersuchungen über die Sexualität von *Phycomyces nitens* (Beitr. Bot. Centralbl., XXXVI, pp. 1-59, 1919).
- OUDEMANS (C.). — Contribution à la flore mycologique des Pays-Bas (Arch. néerl., XIX, sér. 2, p. 182, 1901).
- PERRIER (A.). — Sur la formation et le rôle des matières grasses chez les Champignons (C. R. Ac. Sc., CXL, 10 av. 1905).
- PISPEK (A.). — Prines poznavanju edafskih mukorineja Jugoslavije (Acta Botanica Instituti Botanici R. Universitatis Zagrabensis. Vol. I, Zagreb, 1925).
- POLITIS. — Sugli elaioplasti nelle Mono- et Dicotyledone (Att. r. Ac. Lincei, Roma, 1911).
- POUND. — Revision of the Mucoraceæ with special reference to species reported from North America (Minnesota Bot. Studies Bull., IX, p. 87, 1894).
- POVAH. — Bull. Bot. Club, XLIV, p. 290, 1917 (cité d'après SACCARDO, 1927).
- RAYBAUD (L.). — Influence du milieu sur les Champignons inférieurs (Rev. gén. Bot., XXIV, pp. 392-402, 1912).
- Influence du milieu sur les Mucorinées (Thèse, 1911, Marseille).
- REINHARDT. — Das Wachstum des Pilzhyphen. Ein Beitrag zur Kenntniss des Flächenwachstums vegetabilischer Zellmembranen (Pringheim's Jahrb. f. wiss. Bot., 1892).
- RITTER (G. E.). — Die giftige und formative Wirkung der Säuren auf die Mucorineen und ihre Beziehung zur Mucorhefebildung (Jahrb. f. wiss. Bot., LII, p. 351-401, 1913).
- Ammoniak und Nitrat als Stickstoffquelle für Schimmelpilze (Ber. d. deut. Bot. Gesell., XLIX, p. 570, 1911).
- ROBINSON (W.). — On some features of Growth and Reproduction in *Sporodinia grandis* Link (Trans. Brit. Myc. Soc., X, p. 307, 1926).
- SACCARDO (P. A.). — Sylloge Fungorum : VII, p. 181 ; IX, p. 335 ; XI, p. 239 ; XIV, p. 432 ; XVI, p. 383 ; XVII, p. 494, 1905 ; XXI, p. 815, 1912 ; XXIV, p. 1, 1925).
- SAITO (K.) und NAGANISHI (H.). — Bemerkungen zur Kreuzung zwischen verschiedenen Mucor-Arten (Bot. Mag. Tokyo, XXIX, pp. 149-154, 1915).
- Zygosporienbildung bei *Mucor javanicus* (Zeitschr. f. Gärungsphysiol., Bd. V, p. 187, 1915).
- SARTORY (A.) et SARTORY (R.). — Action combinée du sulfate de thorium et de l'agitation sur la croissance du *Phycomyces splendens* Bainier (C. R. Soc. Biol., LXXXVIII, pp. 743-746, 1923).
- SARTORY (A.), SARTORY (R.) et MEYER (J.). — Influence du radium sur la production des zygospories chez *Mucor Spinosus* Van Tieghem (*Zygorhynchus spinosus*) (C. R. Ac. Sc., CLXXXVI, p. 1010, 1928).
- Contribution à l'étude des caractères morphologiques et biologiques de *Mucor spinosus* Van Tieghem (*Zygorhynchus spinosus*) cultivé sur des milieux se rapprochant de l'habitat où il a été isolé (C. R. Ac. Sc., CLXXXVI, p. 1369, 1928).
- SATINA (S.) and BLAKESLEE (A. F.). — Studies on biochemical differences between (+) and (—) sexes in Mucors, I. Tellurium Salts as indicators of

- the Reduction Reaction (*Proceed. Nat. Ac. Sc.*, Washington, XI, pp. 528-534, 1925).
- Studies on biochemical differences between (+) and (—) sexes in *Mucors*, II, A preliminary report on the Manoïlov reaction and other tests (*id.*, XII, pp. 191-196, 1926 a).
- The mucor parasite *Parasitella* in relation to sex (*id.* XII, pp. 191-196, 1926 b).
- Further studies on biochemical differences between sexes in plants (*id.* XIII, pp. 115-122, 1927).
- Studies on biological differences between sexes in *Mucors*. V. Quantative determination of sugars in (+) and (—) races (*id.* XIV, p. 308, 1928).
- SCHMIDT (R.). — Untersuchungen über der Mycelwachstum der Phycomyceten (*Jahrf. f. wiss. Bot.*, LXIV, pp. 509-586, 1925).
- SCHOPFER (W. H.). — Recherches sur la sexualité des Mucorinées hétérothalliques (*C. R. des Séances de la Soc. de Phys. et d'Hist. Nat. de Genève*, XLIV, n° 2, pp. 75-78, 1927 a).
- Recherches sur l'influence du milieu nutritif sur la formation des zygotés chez les Mucorinées hétérothalliques (*id.* XLIV, n° 2, pp. 116-120, 1927 b).
- Influence du jeûne en azote et en sucre de l'un des deux sexes de *Mucor hiemalis* sur la formation des zyotes (Actes Soc. helv. Sc. Nat., Genève, XLIV, p. 116, 1927).
- Recherches sur le dimorphisme sexuel biochimique (*id.* XLV, n° 4, pp. 44-48, 1928).
- SCHOSTAKOWITSCH (W.). — (*Berichte der deutsch. bot. Gesellsch.* Bd. XIV, p. 260, 1896; XV, p. 236, p. 247, 1897).
- SCHRÖTER (J.). — *Jahrb. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur*, LXIV, p. 184, 1886.
- Mucorineæ, in Engler und Prantl: Pflanzen-Familien, Teil I, Abt. 4, pp. 119-134, 1897.
- SCHWARTZ (W.). — Die Zygoten von *Phycomyces Blakesleeanus*. Untersuchungen über die Bedingungen ihrer Bildung und ihrer Keimung (*Flora*, 2^e série, XXI, p. 4, 1926).
- THAXTER (R.). — New or peculiar American Zygomycetes, I. *Dispira* (*Bot. Gaz.*, XX, p. 513, 1895).
- New or peculiar Zygomycetes, 3. *Blakeslea*, *Dissophora* and *Haplosporangium*, nova genera (*Bot. Gaz.*, LXIII, pp. 353-366, 1914).
- TIEGHEM (Ph. van). — Nouvelles recherches sur les Mucorinées (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 6^e sér., t. I, p. 94, 1875).
- Troisième Mémoire sur les Mucorinées (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 6^e sér., t. IV, p. 396, 1876).
- L'œuf des plantes, considéré comme base de leur classification (*Rev. Gén. Bot.*, XIV, pp. 213-390, 1901).
- TIEGHEM (Ph. van) et LE MONNIER. — Recherches sur les Mucorinées (*Ann. Sc. Nat.*, sér. 5, t. XVII, pp. 261-399, 1873).
- TITS (D.). — Les excitants de la germination des Champignons, *Phycomyces nitens* (*Bull. Acad. Roy. Belg., Cl. Sc.*, VIII, pp. 219-227, 1922).
- TORREY (G. S.). — Les Conidies de *Cunninghamella echinulata* Thaxter (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XXVIII, pp. 93-99, 1921).
- TULASNE (Li.-R. et C.). — Note sur les phénomènes de copulation que présentent quelques champignons (*Ann. Sc. Nat.*, Bot., 5^e sér., t. 6).

- VANDENDRIES (R.). — Recherches sur le déterminisme sexuel des Basidiomycètes. Bruxelles, p. 59, 1923.
- Le comportement sexuel du Coprin micacé dans ses rapports avec la dispersion de l'espèce (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, LX, pp. 62-65, 1927).
- VUILLEMIN (P.). — Sur un cas particulier de la conjugaison des Mucorinées (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 2^e sér., VIII, pp. 236-238, 1886).
- Développement des azygospores chez les Entomophthoracées (*Ass. fr. pour l'Avanc. des Sc.*, 29^e session, 1900, notes et mémoires, pp. 670-684, 1901).
- Les Céphalidées (*Bull. Soc. Sc. Nancy*, sér. 3, III, 1903 a).
- Importance taxinomique de l'appareil zygosporé des Mucorinées (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XIX, pp. 406-418, 1903 b).
- Le genre *Tieghemella* et la série des Absidiées (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XIX, pp. 419-427, 1903 c).
- Recherches morphologiques et morphogéniques sur la membrane des zygosporées (*Bull. Séances Soc. Sc. Nancy*, sér. III, t. IV, pp. 239-267, 1903 d).
- Le *Spinellus chalybeus* Vuill. et la série des Spinellées (*Ann. Mycol.*, II, n° 4, pp. 61-69, 1904).
- Sur le *Dieranophora fulva* Schræt. (*Annales mycologici*, V, n° 1, pp. 33-40, 1907).
- Les bases actuelles de la systématique en mycologie (*Progressus rei Botanicae*, Bd. II, pp. 4-171, 1908).
- Sur les *Mortierella polycephala* et *nigricans* (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XXXIV, pp. 44-46, 1918).
- Une nouvelle espèce de *Syncephalastrum* (*C. R. Ac. Sc. Paris*, t. CLXXIV, pp. 986-988, 1922).
- Facteur commun des rapports sexuels et du parasitisme (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, LXXV, pp. 264-268, 1928).
- WAGER (H.). — The Sexuality of Fungi (*Ann. of Bot.*, vol. XIII, n° LII, p. 575, 1899).
- WALTER (H.). — Wachstumsschwankungen und hydrotropische Krümmungen bei *Phycomyces nitens*, Versuch einer Analyse der Pflanzenglycoside (*Biochem. Zeitschr.*, CXIII, pp. 4-19, 1924).
- WEHMER (C.). — Der *Mucor* der Hanfrotte (*Ann. Mycol.*, vol. I, n° 4, pp. 37-44, 1903).
- Um Abhängigkeit der Mucorineengärung von Sauerstoffabschluss und Kugelhefe (*Berichte d. deutsch. bot. Gesell.*, XXIII, p. 124, 1905).
- WERMEL (E.) et SASSUCHIN (D.). — Untersuchungen über die Kernsubstanzen und die Methoden ihrer Darstellung : über die Natur des Volutins und Mastzellen granula (*Zeitschr. für Zellforsch. u. mikrosk. anat.*, t. VI, pp. 424-440, 1927).
- WETTSTEIN (F. von). — Künstliche haploide Parthenogenese bei *Vaucheria* und die geschlechtliche Tendenz ihrer Keimzellen (*Ber. deutsch. Bot. Gaz.*, XXXVIII, pp. 260-267, 1920).
- WÈVRE (A. de). — Recherches expérimentales sur *Rhizopus nigricans* (*Bull. de Séances Soc. belg. de Micr.*, XVIII, 1892).
- Le noyau des Mucorinées (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, XXX, 1894).
- WISNIEWSKI (P.). — Einfluss der äusseren Bedingungen auf die Fruchtform

- bei *Zygorhynchus Mælleri* (*Bull. Ac. Sc. Cracovie, Cl. Sc. Math. et Nat.*, pp. 656-682, 1909).
- ZETTNOW (E.). — Ueber die abgeschwächte Zygosporienbildung der Lindnerchen *Phycomyces*-Stämme (*Ber. deutsch. bot. Gessellsch.*, XXXI, n° 7, pp. 362-363, 1913).
- ZOFF (W.). — Zur Kenntniss der Infectionskrankheiten niederer Thiere und Pflanzen (*Nova Acta Acad. Cæs. Leop. Carol*, LII, pp. 352-358, 1888).
-

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION.	4
Etude biologique des phénomènes de la sexualité chez les Mucorinées (1^{re} partie).	
CHAPITRE PREMIER. — Homothallisme et hétérothallisme.	4
I. — Espèces étudiées (espèces et formes connues ou nouvelles).	5
1. Espèces homothalliques	5
2. Espèces hétérothalliques	11
II. — Ségrégation des sexes.	15
A. — Les filaments zygosporifères	15
B. — Les suspenseurs	18
C. — Les gamétanges	24
III. — Rapport entre les thalles de même espèce ou d'espèces différentes	27
A. — Lignes de zygosporos.	28
B. — Lignes de réactions	29
C. — Antagonisme et affinité sexuels	32
CHAPITRE II. — Reproduction sexuelle et parthénogénétique	36
I. — Reproduction bisexuelle	36
A. — Anomalies de la reproduction sexuelle	37
B. — Phénomènes du contact dans la reproduction sexuelle.	42
II. — Reproduction parthénogénétique	45
A. — Différentes modalités de la formation des azygosporos.	47
B. — Conditions de la formation des azygosporos.	50
CHAPITRE III. — Réactions sexuelles.	56
I. — Réactions sexuelles entre les espèces différentes	57
A. — Réaction entre un thalle dioïque et un thalle monoïque.	57
B. — Réaction entre les thalles dioïques.	59
II. — Réactions sexuelles au sein des mêmes espèces	65
CHAPITRE IV. — Régression de la sexualité.	72
A. — Régression de la sexualité chez les Mucorinées en cul- ture.	73
B. — Existence de races agames naturelles.	77
CHAPITRE V. — Différences entre les sexes.	79
I. — Dimorphisme gamoïde.	80

	Pages
II. — Différence entre les sexes dans la forme des spores	83
III. — Différence biochimique entre les sexes	84
A. — Pigment carotinoïde dans les organes sexuels	85
B. — Pigment carotinoïde dans le mycélium	87
CHAPITRE VI. — Facteurs externes de la reproduction sexuelle.	93
I. — Influence du milieu nutritif	94
A. — Milieux azotés.	95
B. — Milieux hydrocarbonés	100
II. — Influence des facteurs autres que le milieu nutritif	103
A. — Milieu aérien	103
B. — Etat hygrométrique	105
C. — Eclaircissement	107
D. — Organismes étrangers	109

Etude cytologique des phénomènes de la sexualité chez les Mucorinées (2^e partie).

CHAPITRE PREMIER. — Phénomènes nucléaires chez les zygosporés.	111
I. — Evolution nucléaire chez les zygosporés.	112
A. — Espèces homothalliques.	114
B. — Espèces hétérothalliques	118
II. — Quelques cas particuliers de l'évolution nucléaire chez les zygosporés	128
CHAPITRE II. — Phénomènes nucléaires chez les azygosporés	133
A. — Espèces homothalliques.	135
B. — Espèces hétérothalliques	138
C. — Etude comparative entre les zygosporés et les azygo- sporés	141
CHAPITRE III. — Histoire du cytoplasme et des membranes des zygo- sporés.	145
I. — Constitution morphologique du cytoplasme des zygosporés.	145
A. — Substances oléagineuses.	146
B. — Métachromatine	149
C. — Cristalloïdes de mucorine, etc.	153
II. — Observations complémentaires sur la membrane des zygo- sporés.	156
CONCLUSIONS	160
APPENDICE : Les Mucorinées d'Auvergne et spécialement les Mucorinées du sol	164
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	189

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Géologie. — Les éruptions tertiaires du Massif Central.

Zoologie. — La formation des feuillets chez les Oiseaux.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 1^{er} juin 1929,

Le Doyen de la Faculté des Sciences

Ch. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

